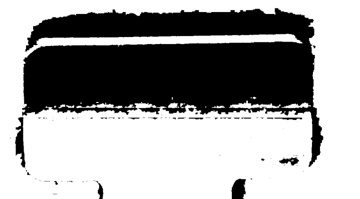




(Phm.)

La Subordination des Caractères de la feuille dans le phylum des Anthyllis (Leguminosae)

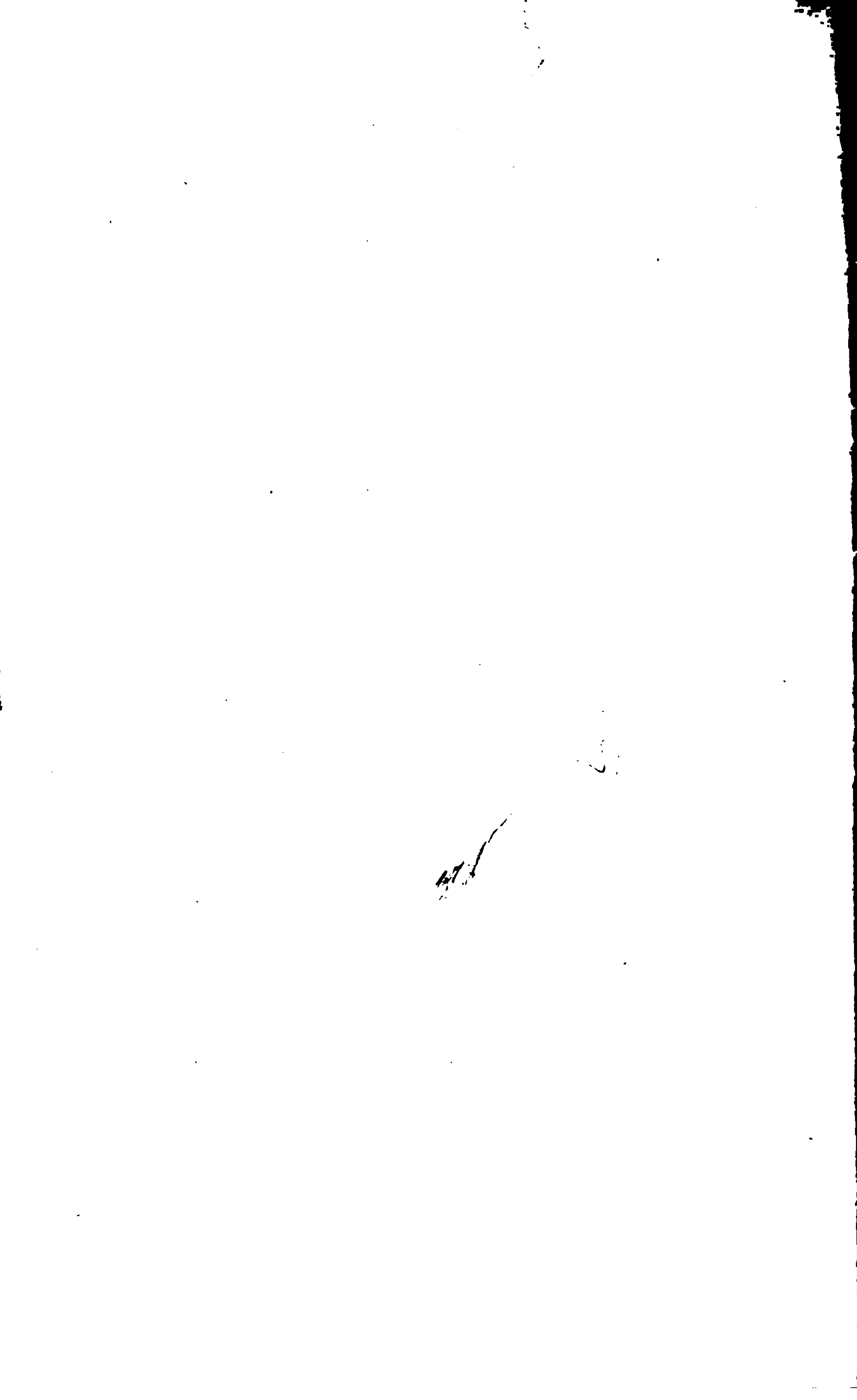
par

P. Vuillemin

1892.



GEORGE WEST.



Série A, N° 173
N° D'ORDRE :
746

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Paul VUILLEMIN

1re Thèse. — *La Subordination des caractères de la feuille dans le phylum des Anthyllis.*

2e Thèse. — *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le 12 Mai 1892 devant la Commission d'examen

MM. G. BONNIER, *Président;*
MUNIER-CHALMAS, GIARD, *Examinateurs.*

NANCY
IMPRIMERIE BERGER-LEVRAULT ET Cie
18, RUE DES GLACIS, 18

1892

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

AVANT-PROPOS

Depuis l'époque où A. L. de Jussieu proclamait le principe de la subordination des caractères, les progrès des études micrographiques ont ajouté une masse de données aux caractères sur lesquels repose la comparaison des plantes. En même temps la doctrine transformiste a imprimé une direction nouvelle à l'interprétation des affinités. Certaines découvertes ont paru inconciliables avec les règles posées au sujet de la valeur des caractères de morphologie externe. Sans remarquer que ces difficultés tiennent bien moins à l'infidélité des caractères morphologiques qu'à la rigueur attribuée aux lois de leur subordination, on a voulu chercher dans la structure intime l'éclaircissement de toutes les obscurités de la taxinomie.

C'était une perspective bien tentante pour les débutants que celle de réformer la botanique, avant d'avoir appris à connaître une seule plante, en découpant en tranches minces des fragments de feuille ou des morceaux de bois. Aussi le domaine de la botanique s'est-il trouvé submergé sous un déluge de notes et de dissertations d'anatomie végétale. Les progrès de la science n'ont pas répondu à cette somme d'efforts. La plupart de ces Mémoires se neutralisent, il est vrai, par leurs conclusions contradictoires. Dans quelques-

uns même, c'est à peine si l'on entrevoit quelle idée poursuivait l'auteur ni quel intérêt offrent les résultats.

Toute cette activité n'a réussi qu'à faire naître un scepticisme sans précédent. Les caractères faciles à voir à l'œil nu sont surannés, les caractères anatomiques sont infidèles, la subordination des uns et des autres est un vain mot : il n'y a plus de classification. La principale cause de ce malaise est peut-être l'inconséquence de la plupart des botanistes qui, tout en proclamant à l'envi les principes transformistes, considèrent chaque caractère comme une entité immuable et de valeur constante.

Sans me dissimuler les difficultés du problème, j'ai pensé faire œuvre utile en cherchant à déterminer la valeur respective des caractères d'un certain ordre. Je me suis adressé à la *feuille* de préférence à la fleur, parce que l'emploi relativement restreint des caractères de la feuille dans les classifications actuelles permettait d'éviter des idées préconçues, tout en offrant des données assez importantes pour étayer des résultats positifs. J'ai choisi un *phylum* de préférence à un groupe fermé pour ne pas préjuger la question qu'il s'agit de résoudre; car si j'avais choisi une tribu par exemple, j'aurais, par le fait même, considéré comme dominateurs les caractères servant à la définir. Le genre *Anthyllis* était un excellent sujet d'étude, parce que les dissentiments qui règnent au sujet des limites de ce genre m'affranchissaient de l'autorité des auteurs et aussi parce que la feuille y offre un type assez mal défini pour éveiller l'idée d'affinités multiples.

Je m'étais préparé à cette étude par une série de recherches sur la structure des plantes dans ses rapports avec la classification, dont j'avais exposé les premiers résultats en 1884 dans mon Mémoire sur la *Tige des Composées*.

Les recherches consignées dans le présent Mémoire ont

été réalisées à la Faculté de médecine de Nancy, au laboratoire d'histoire naturelle dont j'ai la direction.

Outre les ressources de cet établissement, j'ai largement utilisé les collections de la Faculté des sciences de Nancy, mises à ma disposition par M. le professeur Le Monnier. Je saisis cette occasion pour remercier mon savant maître des affectueux conseils qu'il m'a prodigués depuis de longues années.

Je suis profondément reconnaissant à M. le professeur Bureau de m'avoir autorisé à puiser dans les herbiers du Muséum : ce qui m'a permis d'étendre mes observations à des espèces d'une grande rareté. MM. J. Poisson et Ed. Bonnet, en guidant mes recherches dans ces riches collections et en me faisant des envois de plantes sèches, m'ont rendu un grand service. Je les en remercie cordialement.

Je n'oublie pas la complaisance avec laquelle les jardiniers du Jardin botanique de Nancy ont soigné les cultures nécessaires pour l'étude des plantules. Je leur adresse mes remerciements.

L'organisation de la feuille, tout en concordant en général avec les autres données sur lesquelles reposent les classifications, m'a conduit à quelques rectifications taxinomiques. J'ai dû notamment créer trois genres nouveaux : PODOSTEMMA, pour l'*Astragalus hosackioides* Royle, qui est une Coronillée, LOTOPSORA pour une Psoraléée nommée *Lotononis villosa* Th., PSEUDOSOPHORA pour la section de ce nom du genre *Sophora,* laquelle est à la limite des Génistées et des Galégées. Les motifs de ces réformes sont résumés aux conclusions (p. 312, 318 et 320).

Nancy, juillet 1891.

LA SUBORDINATION

DES

CARACTÈRES DE LA FEUILLE

DANS LE PHYLUM DES ANTHYLLIS

CHAPITRE PREMIER

DÉFINITION DU SUJET

I. — La subordination des caractères.

Le principe de la subordination des caractères, déduit par A. L. de Jussieu de l'étude des Renonculacées (1773) et appliqué à l'ensemble de la classification des végétaux dans le *Genera Plantarum* (1789), produisit dans la taxinomie une véritable révolution. Mais si toute erreur renferme une âme de vérité, selon la belle expression d'Herbert Spencer, en revanche les principes les plus féconds, généralisés et employés dans tous les cas sans discernement, deviennent une source d'illusion. Pour n'en citer qu'un exemple : l'embranchement des Acotylédones est aussi peu homogène que celui des Monocotylédones est naturel, parce que la valeur des cotylédons, déduite d'une observation positive concernant les Renoncules, s'effaçait chez les plantes dont la nutrition s'effectue, au début de l'ontogénie, par des procédés tout différents. Jussieu lui-même avait un tact trop exquis de l'affinité des plantes pour appliquer son principe, partout et toujours, avec la

et un *Cactus*, en leur faisant partager les mêmes conditions d'existence. Le tempérament des deux plantes s'est plié à des conditions acquises par adaptation et fixées par sélection. On aura beau dire que toutes les Cactées ont des *allures épharmoniques* communes, opposées à celles des Ribésiées, on ne prouvera pas que la carnosité est moins héréditaire dans leur phylum que la gamopétalie dans un autre.

Et c'est pourtant aux caractères héréditaires, ou *phylétiques*, que M. Vesque oppose ses caractères épharmoniques. Dans cette théorie, si une plante possède des caractères phylétiques, c'est uniquement parce que ses ancêtres les possédaient et les lui ont transmis. Mais pourquoi les ancêtres en étaient-ils dotés? Il n'y a que deux réponses possibles à cette question. Puisqu'aucun caractère de forme extérieure ou de structure n'est identique à lui-même dans toute la série végétale, chaque particularité a fait son apparition à un stade plus ou moins ancien de la phylogénie. Il faut donc : ou que les caractères phylétiques aient apparu sans motif à un moment donné, ou qu'ils se soient produits par adaptation et maintenus par sélection, conformément aux lois de l'évolution.

On ne peut sortir de ce dilemme. La première alternative est simplement la négation du transformisme ; car elle suppose des catégories indépendantes, définies par les caractères phylétiques et offrant des modifications de détail plus ou moins étendues. Chacune de ces catégories immuables serait alors la véritable espèce, dont les limites seraient par le fait démesurément élargies; les propriétés épharmoniques caractériseraient de simples variétés. Dans la seconde alternative, les caractères devenus héréditaires ont d'abord été variables et ces variations ont été provoquées, elles aussi, par le milieu. On verra plus loin que cette dernière supposition se vérifie, chez les Papilionacées, pour plusieurs des caractères considérés comme les plus insensibles aux agents physiques et que les limites de la réductibilité des espèces sont reculées bien au delà du terme défini par les caractères épharmoniques. Mais ces actions ne sont pas toutes également faciles à mettre en évidence. La notion du milieu doit être très largement comprise. Quand on étudie la structure intime des végétaux, il ne faut pas songer uniquement à l'entourage de la plante : chaque

cellule est milieu pour ses voisines et la concurrence vitale se manifeste jusque dans les parties les plus profondes du corps. On ne peut guère imaginer d'organe mieux abrité que l'embryon dans la graine et, grâce à cette protection du premier âge, la plantule présente dans ses propriétés une remarquable fixité. Et pourtant ne voyons-nous pas dans ce champ clos une lutte active entre la jeune plante et l'albumen? A cette influence du milieu trophique il faut attribuer les variations désordonnées que les Légumineuses présentent dans leur préembryon, c'est-à-dire au premier stade de l'ontogénie. A vrai dire, on pourrait définir les caractères phylétiques: des propriétés morphologiques dont la raison d'être n'a pas encore été déterminée. C'est une catégorie par trop subjective pour devenir le fondement de la taxinomie de l'avenir.

La division des caractères proposée par M. Vesque est entachée d'un vice radical; mais il y a, à côté de l'illusion, une large part pour l'âme de vérité. Je n'en veux d'autre preuve que les beaux résultats obtenus, quand l'habile histologiste étudie des groupes circonscrits, comme les Clusiacées, chez lesquels les caractères qu'il nomme épharmoniques sont à peu près seuls à subir d'amples variations. De ces travaux se dégage même un enseignement précieux. C'est en élargissant la même méthode, c'est en renversant la barrière qui en limitait l'application à quelques caractères, que nous pourrons en étendre les avantages.

Dans les groupes où ils sont inconstants, où ils sont en pleine évolution, les caractères nommés phylétiques nous livreront, eux aussi, le secret de leur origine. Les Papilionacées, dont les stomates sont entourés de 2, 3, 4, 5 cellules ou davantage, selon les espèces, nous révéleront les causes physiques des changements de l'appareil stomatique, que les Rubiacées ou les Crucifères tenaient cachées. La signification des feuilles primordiales apparaîtra d'elle-même à la suite de son étude dans l'ensemble de la famille. Les Lotées nous diront ce que sont les stipules, etc. C'est en prenant sur le fait les conditions de la variation que nous apprendrons à connaître les lois de la fixité des caractères.

Ainsi donc, tout caractère est variable à quelque période de la phylogénie des plantes et les principaux stades de cette évolution se trouvent fixés chez les représentants de certaines séries des

plantes de la nature actuelle. D'autre part, la majorité des caractères, pour ne pas dire tous, est susceptible de se transmettre intégralement dans une lignée dont l'étendue varie selon les plantes et selon la nature du caractère et des influences auxquelles il est sensible.

Certains caractères ont assurément plus de tendance que d'autres à se perpétuer indéfiniment ; mais il est illusoire de chercher à les emprisonner dans des groupes fermés et subordonnés les uns aux autres. Le seul classement rationnel des caractères consiste à les grouper conformément aux lois de l'évolution. Chacun d'eux évolue et se présente sous trois états principaux, correspondant à un stade de progression, dans lequel le caractère tend à se définir et à se maintenir, un stade de fixité, dans lequel il se transmet intégralement de génération en génération, et un stade de déclin, dans lequel il est peu à peu remplacé par un nouveau caractère ascendant. Le premier stade n'est pas toujours facile à distinguer du troisième. On y arrive en déterminant le parallélisme entre l'évolution de plusieurs appareils et aussi en considérant que la fixation d'un caractère, se faisant par sélection, coïncide en général avec la plus parfaite adaptation du caractère aux conditions d'existence ; tandis qu'au contraire un caractère arrivé à la période critique survit un certain temps à sa raison d'être, son extinction résultant d'une cessation de sélection suffisamment prolongée ou bien de la sélection nouvelle d'un caractère opposé ou incompatible avec lui. Nous verrons, par exemple, les stipules à la période de déclin chez les Lotées, les stomates du type rubiacé à la période de progrès dans un phylum qui s'élève, de la base de la famille jusqu'aux Papilionacées les plus compliquées ; les stipelles sont en évolution ascendante chez les Galégées et atteignent la période de fixité chez les Phaséolées.

Les deux premiers stades correspondent respectivement à ce que l'on nomme caractères *cénogéniques* et caractères *palingéniques*. Les premiers en effet sont en voie de formation ; les deuxièmes ont été transmis à tous les membres du phylum par un ancêtre antérieur à l'individualisation du groupe. Les caractères caducs pourraient être appelés, d'après les mêmes principes : *hyperpalingéniques*.

La dignité indiquée par ces expressions est tout aussi variable que l'étendue des rameaux de l'arbre généalogique des plantes. Ces termes n'ont de sens que s'ils s'appliquent à un ensemble défini de végétaux. Ainsi la préfloraison vexillaire est palingénique pour la famille des Papilionacées ; la monadelphie est palingénique pour la tribu des Génistées ; les filets inégaux, alternativement dilatés au sommet, sont palingéniques pour le genre *Lotus*, etc.

Aux divers stades de son évolution, chaque caractère peut être soumis à des sortes de crises par suite d'actions exceptionnelles, intéressant quelques individus, quelques espèces, ou des groupes un peu plus étendus, sans que la marche générale de l'évolution du caractère dans le reste du phylum soit entravée. Ainsi naissent les types aberrants au milieu des séries naturelles. Ces crises sont faciles à provoquer artificiellement par l'action d'un milieu insolite. C'est ainsi qu'on efface, dans les variétés horticoles ou expérimentales, les caractères les plus essentiels du groupe auquel l'espèce appartient. Les monstruosités en général se distinguent par quelque caractère maladif, accidentel, appartenant à cette catégorie.

II. — Les caractères de la feuille.

Je dois avant tout définir ce que j'entends par le mot *feuille*. Ce n'est pas là une question oiseuse, car « feuille » a pris en botanique des acceptions diverses, au grand préjudice de la clarté dans les discussions sur les homologies des membres. Le mot feuille appartient au langage vulgaire et désigne les appendices adaptés au rôle assimilateur ; on oppose communément la feuille à l'écaille, à la vrille, à l'étamine, souvent même au cotylédon. Le sens du mot feuille est tout physiologique. Les anatomistes ont détourné ce mot de son acception courante pour lui donner le sens purement morphologique d'appendice à symétrie zygomorphe, etc. ; en sorte qu'il y a des feuilles non foliacées, comme il y a du bois non ligneux, du liège non subéreux, du liber sans feuillets. Pour éviter la confusion résultant de cette amphibologie, je réserverai le nom de *phyllome* à l'appendice défini par les ana-

tomistes. On pourra donc dire sans contradiction qu'un cladode est une tige foliacée, mais non phyllomateuse, qu'une étamine est un phyllome non foliacé.

M. Casimir de Candolle[1] appelle *feuille primordiale* la première ébauche cellulaire et toujours simple du membre. Il sera plus avantageux de la nommer *protophyllome*, pour réserver le nom de feuille primordiale à l'organe particulier qui suit les cotylédons chez beaucoup d'espèces. A part cette restriction, j'adopte la nomenclature de M. C. de Candolle. Je distinguerai, avec ce savant botaniste, les *feuilles proprement dites* des *feuilles imparfaites*, qui sont en réalité les phyllomes incomplètement adaptés au rôle foliaire. Les feuilles différenciées sont *monomères* ou *polymères*, selon qu'elles sont pourvues ou dépourvues de nœuds et, dans ce dernier cas, elles sont *uniaxifères*, *biaxifères*, etc. Le terme *mériphylle* est justifié dans ce sens qu'une feuille dite composée est en réalité une feuille ramifiée. Les expressions employées par M. C. de Candolle invoquent une analogie entre les feuilles composées et les tiges rameuses. Le fait est qu'un rachis fonctionne à l'égard des folioles comme une tige à l'égard de ses appendices et présente, dans sa forme et dans sa structure, des particularités intermédiaires aux deux membres, sans toutefois que les analogies dépassent la portée d'une série d'adaptations secondaires. L'organogénie a révélé à M. Prantl[2] de nouveaux traits de ressemblance entre les feuilles compliquées et un bourgeon terminal. Certaines ramifications précoces du protophyllome se développent en effet comme les appendices issus du point végétatif de la tige ; car elles entraînent un fragment de méristème qui s'individualise dans chacune d'elles. Elles ont d'ailleurs une destinée variable, puisque les unes deviennent des folioles, les autres des découpures à peine accusées sur la marge du limbe unique de la feuille adulte. Seulement elles apparaissent un peu plus loin du sommet que ne

1. Casimir DE CANDOLLE, *Théorie de la feuille*. (Bibliothèque universelle et Revue suisse. *Archives des sciences physiques et naturelles*. Nouvelle période, t. XXXII. 1868.)

2. PRANTL, *Studien über Wachsthum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dicotylen*. (*Berichte der deutschen botan. Gesells.*, t. I, p. 280, 1883.)

le font d'habitude les feuilles sur la tige. M. Prantl rappelle cette analogie en donnant à ce mode de partition de la feuille le nom expressif de type *éoclade*. Ce nom est même trop expressif, car il laisse à entendre qu'en s'accentuant, cette disposition aboutirait à la structure caulinaire. En cela l'expression a certainement dépassé la pensée de l'auteur. La théorie qui voit dans la tige un simple agrégat de décurrences foliaires, aussi bien que la théorie inverse d'après laquelle la feuille n'est qu'une expansion de la tige, constitue une de ces vues qui reparaissent périodiquement dans l'histoire de la botanique, parce qu'on n'a jamais pu les démentir, mais qui disparaissent comme elles viennent, parce qu'on n'a jamais pu les démontrer.

J'ajouterai à la nomenclature de M. C. de Candolle le terme *gamophyllome* pour la catégorie de membres que j'ai nommée ailleurs[1] feuilles agrégées. Les types les plus évidents en sont offerts par les calices et les corolles gamophylles. Cette association, moins nette extérieurement dans les feuilles, par suite de l'intégration du type unifoliaire aux dépens des phyllomes multiples concrescents, est pourtant facile à constater chez les Monocotylédones et les Ombellifères et à démontrer anatomiquement. Dans cette dernière famille en effet, un cycle involucral est homologue, ou, plus exactement, isologue d'une seule feuille et l'on voit parfois une agrégation incomplète, comme dans les feuilles inférieures du *Carum Carvi*, de même que j'ai signalé une désagrégation accidentelle des bourgeons axillaires, notamment chez le *Conium maculatum*. La notion du gamophyllome trouvera son emploi dans l'étude des stipules des Papilionacées. Le gamophyllome peut donner des feuilles monomères ou polymères.

Quand on veut apprécier les détails de l'organisation foliaire, la première condition est de connaître la disposition générale de la feuille. Autrement on travaille dans les ténèbres. Une coupe isolée ne signifie rien, si l'on ne s'est pas assuré des rapports qu'elle présente avec les coupes pratiquées dans le voisinage ou dans d'autres parties de la feuille. Même pour l'examen micros-

1. Vuillemin, *Tige des Composées*. 1884. — *Les Unités morphologiques en botanique*. (Association française pour l'avancement des sciences. Congrès de Nancy. 1886.)

copique, la méthode des coupes, isolées ou sériées, est en général insuffisante et souvent elle laisse ignorer des détails que l'on aurait saisis par l'examen direct des organes soumis aux réactifs éclaircissants ou à la dissection. Ainsi M. Colomb[1] s'est mépris sur l'insertion des faisceaux des stipules, parce qu'il étudiait sur des coupes ce qu'on voit à l'œil nu, sur le vif, grâce à la transparence des organes. M. Petit[2] a nié l'existence de cristaux dans les pétioles des *Lotus*, parce qu'une bonne partie des sections transversales n'en intéresse aucun. On se figure trop volontiers que les procédés les plus compliqués donnent les résultats les plus nouveaux. C'est bien souvent l'inverse qui est vrai et cela pour deux motifs : d'abord c'est toujours à la méthode la plus simple qu'on songe en dernier lieu. Ensuite, plus un procédé est délicat, plus il entraîne de chances d'erreur. L'examen direct ou par les procédés accessibles à tous a en outre ce grand avantage de pouvoir être aisément contrôlé et les erreurs sont vite corrigées.

Certains auteurs se flattent de déterminer les plantes avec un fragment de feuille de quelques millimètres, lors même que ce fragment aurait été haché, pilé dans un mortier. Mon ambition ne va pas si loin. Sans doute on reconnaîtra sur le moindre fragment certains caractères spécifiques rares ; et, si l'on hésite seulement entre deux ou quelques espèces, la diagnose sera très praticable dans ces conditions. Mais, à moins de connaître la structure de toutes les espèces du règne végétal, les confusions sont presque fatales, si l'on n'est pas mis sur la voie par quelques renseignements d'ordre différent. Dans telle feuille, les cristaux n'existent qu'au sommet ; ailleurs le système tanifère est limité à la nervure médiane ; telles glandes se développent seulement sur les stipules. Pour bien apprécier la filiation des plantes d'après la structure de la feuille, on n'a jamais d'échantillon trop complet. C'est la feuille entière qu'il faut étudier, sauf à concentrer son

1. Colomb, *Recherches sur les stipules.* (*Annales des sciences naturelles.* Botanique, 7e série; t. VI, 1887.)

2. Petit, *Le Pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie.* (*Mémoires de la Société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux.* 1887.)

attention sur les parties reconnues comme les plus aptes à fournir le caractère particulier qu'on veut constater. Les échantillons d'herbier sont bien inférieurs aux exemplaires recueillis vivants; mais jusqu'ici il faut bien en faire un large usage, faute de mieux. Autant que possible, d'ailleurs, je me suis familiarisé avec les caractères que je recherchais dans les plantes sèches, en les étudiant au préalable parmi les plantes vivantes qui leur ressemblent. Je dirai plus : une feuille quelconque ne suffit pas. Il faudrait, pour arriver à la perfection, comparer les diverses feuilles qui se succèdent depuis les cotylédons jusqu'aux bractées, et sur des individus développés dans des stations différentes. Ici encore se présente, dans la pratique, un obstacle insurmontable, quand on veut faire porter ses comparaisons sur un grand nombre d'espèces.

J'ai étudié en général les feuilles végétatives moyennes. J'aura pourtant à mentionner les résultats fournis par l'examen des feuilles primordiales, des bractées et même des sépales, chaque fois que ces organes m'ont offert des données utiles pour l'intelligence de la structure foliaire de la plante considérée ou m'ont indiqué ses rapports avec d'autres espèces.

La feuille a reçu un large emploi dans la classification des Papilionacées. On a trouvé d'excellents caractères dans le degré et le mode de composition, dans la forme des folioles, dans l'existence et dans les propriétés des stipules et des stipelles. Ces caractères sont palingéniques ou dominateurs pour des séries étendues de plantes de la famille. L'existence des renflements moteurs est presque générale. M. Hansgirg[1], dans un travail récent, a classé les Légumineuses d'après le mode particulier suivant lequel s'effectuent les mouvements des feuilles. A. P. de Candolle[2] considérait les articulations des végétaux comme ayant une valeur insignifiante. Il basait son opinion sur un argument assez singulier. Les comparant aux articulations des animaux, il remar-

1. Anton HANSGIRG, *Beiträge zur Kentniss über die Verbreitung der Reizbewegungen und der nyctitropischen Variationsbewegungen der Laubblätter.* (*Berichte der deutschen botan. Gesells.*; t. VIII, p. 355, 1890.)

2. A. P. DE CANDOLLE, *Théorie élémentaire de la botanique*, 2e édit., p. 167-170, 1819.

quait que ces dernières, appartenant aux fonctions de la vie animale, « ont si peu d'importance pour le reste de l'organisation dans les animaux, que leur système nutritif est entièrement continu, même en passant à côté des articulations du système moteur ». Les végétaux étaient considérés comme dépourvus d'organes de mouvement, « et ce qu'on appelle articulation n'est qu'un accident du système général qui paraît même ne pas avoir un grand degré d'importance ». En fait, les articulations, indépendamment du rôle qu'elles ont dans la chute des feuilles ou la déhiscence, sont bien réellement des organes moteurs. Le travail de M. Hansgirg prouve que la fonction à laquelle elles contribuent, sans avoir une très grande fixité, conserve pourtant les mêmes caractères dans des séries assez étendues d'espèces ou de genres parents.

La phyllotaxie est reléguée au second plan, bien qu'elle soit peut-être apte à fournir d'utiles indications. Par exemple Soyer-Willemet et Godron[1] trouvent dans les feuilles supérieures opposées un caractère concordant avec ceux de la fleur pour distinguer, parmi les *Trifolium* de la section *Chronosemium*, une sous-section comprenant les *Tr. spadiceum* et *badium*. Mais dans ce cas il n'y a pas réellement opposition, car l'une des feuilles est insérée au sommet de l'entre-nœud inférieur très court d'un rameau axillaire de la première. Je négligerai la phyllotaxie dans ce travail préliminaire.

Guettard[2] considérait les poils cylindriques comme un caractère général des Papilionacées; il hésite même à tenir compte des rares exceptions qu'il a rencontrées; car « il y a peut-être un temps, dit-il, où on en observe quelques-uns ». A part cette restriction, toutes les Papilionacées indigènes ont des filets cylindriques (poils mécaniques) et de la fleur ou des corps en larme batavique (poils glanduleux) ou des grains ou enfin des vésicules parenchymateuses ouvertes. Les *Ononis* seuls constituent une

1. Soyer-Willemet et Godron, *Revue des Trèfles de la section Chronosemium.* (*Mémoires de la Société royale de Nancy*, p. 195-225, 1846.)

2. Guettard, *Observations sur les plantes qui viennent aux environs d'Estampes,* 1747; t. I, p. 228-259. — *Sur les corps glanduleux des plantes, etc.* (*Mémoires de l'Académie royale des sciences,* 1745-1759.)

seconde section caractérisée par des glandes à cupules associées aux filets cylindriques. L'analogie des *Cicer* avec les *Ononis* n'avait pas échappé à Guettard. « J'ai observé, dit-il, que le *Cicer* de M. Tournefort avait des glandes à cupules » et (fait remarquable pour l'époque !) l'ingénieux observateur se base sur cette propriété pour contester l'attribution générique du *Cicer pedunculis multifloris semiglobosis* (*binis*). L. Hort. cliff. 370, 3, qui est en effet le *Vicia hirsuta*.

Le travail de Guettard suffit pour rendre très recommandable l'étude de la pubescence des Papilionacées au moyen d'appareils plus perfectionnés que la loupe de quelques lignes de foyer dont il se contentait.

Un autre caractère des feuilles avait frappé Guettard : c'est l'existence d'un pointillé noirâtre très fin ou de taches irrégulières de la même couleur sur les feuilles et le calice du *Tetragonolobus siliquosus* et de quelques autres Papilionacées. Sa méthode était impuissante à lui en révéler la véritable nature. Ce ne sont point des supports de filets, mais des cellules à tanin visibles sous l'épiderme transparent. Les caractères de structure, ainsi entrevus par un simple examen superficiel, sont le complément indispensable de l'étude de la feuille et leur détermination s'impose, principalement dans une famille où la feuille a une si haute importance taxinomique.

L'étude de la structure est presque entièrement à faire. Nous trouvons bien quelques indications sur le pétiole dans la thèse de M. Petit, où les Papilionacées tiennent une large place. Mais, par une inconcevable distraction, l'auteur n'a pas distingué le rachis du pétiolule, les pétioles rigides des renflements moteurs, sauf une fois à propos du sclérenchyme ; de cette façon les coupes qu'il compare d'une plante à l'autre ne sont équivalentes, ni au point de vue morphologique, ni au point de vue physiologique. D'ailleurs, pouvait-on être plus mal inspiré qu'en choisissant, pour étudier le pétiole, la base et le sommet, c'est-à-dire les points où la structure du pétiole est profondément troublée par son raccordement avec la tige d'une part, avec le limbe de l'autre.

Sans se piquer de traiter la question au point de vue de l'ana-

tomie comparée et de la taxinomie, Fée[1] avait parfaitement indiqué la différence de groupement des faisceaux entre les pulvinules et pétiolules moteurs et les rachis. Déjà M. Casimir de Candolle[2] avait étudié le pétiole des Légumineuses ; mais il s'était adressé à des Mimosées, *Inga* et *Entada* et à un type extrême de Papilionacées, *Swartzia*. Nous pourrions donc considérer ce Mémoire comme étranger à notre sujet, s'il ne s'y rattachait par de remarquables considérations d'ordre général. La présence de faisceaux médullaires dans le pétiole paraît constante chez les *Inga,* variable chez les *Swartzia*. L'auteur n'envisage que le mode de groupement des faisceaux ligneux.

M. Plitt[3] développe la méthode de M. C. de Candolle et étend ses recherches à un grand nombre de Papilionacées. Mais la distribution des faisceaux, leurs connexions, la lignification des rayons qui les séparent et telles autres propriétés liées aux conditions mécaniques de la plante ne suffisaient pas, à coup sûr, pour nous éclairer sur la filiation des plantes. M. Plitt a d'ailleurs fort sagement reconnu que son travail était un simple recueil de documents, j'ajouterai d'excellents documents. « Nos recherches sur la structure anatomique du pétiole, dit-il, n'offrent aucun principe qui puisse passer en première ligne pour une classification ; elles trouveront seulement leur place dans une systématique qui tiendra compte de l'ensemble des caractères. »

Des Mémoires de M. C. de Candolle et de M. Plitt il résulte que les caractères mécaniques du pétiole et la disposition des faisceaux ont beaucoup de relations avec le port de la plante et présentent une valeur taxinomique analogue, bien que, chez des espèces différentes, le développement apparent de la feuille ne corresponde pas nécessairement au degré de complication de sa structure interne.

1. Fée, *Mimosa pudica. Mémoire physiologique et organographique sur la Sensitive et les plantes dites sommeillantes.* (*Mémoires de la Société du Muséum d'histoire naturelle de Strasbourg,* t. IV, 1re livraison, 1850.)

2. C. de Candolle, *Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones.* (*Société de physique et d'histoire naturelle de Genève,* 6 mars 1879.)

3. Carl Plitt, *Beiträge zur vergleich. Anat. des Blattstiels der Dicotyledonen.* (Inaug.-Diss. Marburg, 1886.)

Bien qu'il prenne comme sujet d'étude un grand nombre de Papilionacées, M. Schultz[1] s'est peu inquiété des données que la structure des stipules pouvait fournir à la classification de la famille. Il se place exclusivement au point de vue de l'anatomie physiologique comparée. Aussi les stipules malingres et comme avortées de certains *Caragana, Coronilla, Desmodium, Glycyrrhiza, Indigofera, Lathyrus, Medicago, Melilotus* sont-elles enveloppées dans la même disgrâce. Quant aux stipules à fonction trophique et aux stipules à fonction protectrice, on s'aperçoit, au premier coup d'œil, que chaque catégorie comprend des plantes dépourvues d'ailleurs de toute affinité.

La plupart des caractères de structure ont été notés chez diverses Papilionacées et l'on trouve d'utiles indications disséminées dans de nombreux Mémoires, mais sans préoccupation taxinomique spéciale. Je dois faire une exception en faveur du Mémoire de M. Borodin sur les cristaux d'oxalate de chaux[2].

Les données acquises permettaient donc de prévoir qu'une étude complète et méthodique de la feuille des Papilionacées fournirait de précieuses indications taxinomiques. C'est ce qui m'a engagé à entreprendre ce travail et à chercher la valeur relative des caractères de morphologie superficielle ou profonde, en envisageant à la fois ceux qui ont été déjà utilisés et ceux qu'on a généralement négligés. L'appréciation des caractères nouveaux exige la plus grande circonspection. On n'arrive qu'à des résultats négatifs, si l'on jette brusquement une propriété anatomique quelconque au milieu d'un arrangement systématique lentement et péniblement équilibré sur une moyenne de caractères d'ordre différent. Il faut bien plutôt sonder, explorer avec précaution les points faibles de ces échafaudages qui, pour être relativement satisfaisants, n'en offrent pas moins, çà et là, des lacunes, des étais artificiels. Et certes les points faibles ne manquent pas dans une famille où telle forme est ballottée d'une tribu à l'autre par

1. Oskar SCHULTZ, *Vergleichende physiologische Anatomie der Nebenblattgebilde*. (Inaug.-Diss. Berlin, 1888. Separat-Abdruck aus *Flora*, 1888.)

2. BORODIN, *Sur la répartition des cristaux d'oxalate de chaux dans les feuilles des Légumineuses et des Rosacées*. (*Bulletin du Congrès intern. de botanique et d'horticulture à Saint-Pétersbourg*, 1884.)

des hommes tels que de Candolle, Endlicher, Bentham, Hooker, Cosson, pour qui la science morphologique n'avait guère de secrets. Dans ces parties chancelantes de l'édifice taxinomique, les nouveaux termes de comparaison ont leur place marquée. Sur ces points d'appui doit reposer un travail progressif de remaniement des matériaux anciens, excellents déjà en eux-mêmes, mais qui sont fortifiés par l'adjonction de pierres nouvelles, substituées ou surajoutées à tout ce qui est d'une solidité douteuse.

Les données taxinomiques nouvelles ne viennent donc pas renverser les données taxinomiques anciennes. Elles viennent s'intercaler à ces dernières pour les compléter, pour les fortifier, pour les sélectionner à la lumière d'une critique assise sur une plus large base. Au lieu de vouloir subordonner les caractères d'une classe à des caractères d'une autre classe, il faut les peser tous à la même mesure et appliquer à tous le même principe de subordination basée sur l'évolution.

Les caractères de structure de la feuille n'ont de valeur qu'en raison de leur aptitude à former un tout harmonieux avec les importantes données qui ont permis de résoudre avec une approximation admirable le problème de l'affinité des plantes. La possibilité d'établir une concordance entre la structure et les indications communes de la morphologie est encore le meilleur critérium auquel on puisse juger de la valeur de la structure elle-même. D'ailleurs, pour étudier méthodiquement les caractères anatomiques ou histologiques, nous n'avons pas d'autre guide que les vieux procédés taxinomiques, c'est-à-dire la classification des végétaux basée sur les organes visibles à l'œil nu ou à la loupe.

III. — Le phylum des Anthyllis.

Le terme *phylum* n'équivaut ni à tribu, ni à section, ni à aucun des termes par lesquels on désigne habituellement les cadres de la classification. Établir un phylum, c'est même, dans un sens, chercher à renverser les barrières posées arbitrairement à travers la série des êtres pour aider la mémoire et à faire apparaître l'évolution lente, progressive et souvent indépendante des divers

caractères originellement uniformes, dont la combinaison permet les distinctions spécifiques. Établir un phylum : c'est chercher des liens plutôt que des séparations.

Le phylum d'une plante, c'est-à-dire sa lignée, n'est pas l'ensemble des espèces qui ont avec elle une affinité révélée par un, deux, trois caractères convenus et désignés d'avance comme de premier ordre, d'après l'opinion qu'on aura pu se former de leur importance dans un groupe différent. C'est l'ensemble des plantes reliées entre elles par des intermédiaires insensibles concernant tous les caractères importants, de façon qu'on puisse les considérer comme unies par un lien généalogique. Si le groupement répondant à cette définition comprend un grand nombre de genres, il peut se faire que certains caractères, par l'accumulation de variations faibles, se soient totalement tranformés à travers la série. Par conséquent l'affinité n'est pas une conséquence forcée de la filiation. Deux plantes d'un même phylum peuvent n'avoir aucun caractère commun.

Quant à l'étendue même du phylum, elle est théoriquement illimitée. On a même de bonnes raisons de croire que tous les êtres vivants ne forment qu'un phylum. Les hiatus qui séparent les groupes conventionnels de nos classifications tiennent en partie à l'extinction qui a supprimé les termes de passage ; ils tiennent aussi à ce que, bien souvent, ces groupes sont mal formés. Par exemple le phylum des *Anthyllis* comprend des genres classés constamment dans des tribus différentes (Hédysarées, Galégées), tandis qu'on ne saurait y rattacher aussi directement des plantes considérées comme en étant très affines et même certaines espèces rangées par plusieurs auteurs dans le genre *Anthyllis*.

L'établissement d'un phylum ne constitue donc pas précisément un groupement commode, donnant une clef pour la détermination facile des espèces. Toute préoccupation utilitaire doit même en être écartée au début. Le résultat pratique vient ensuite de lui-même ; car les séries de plantes dont on connaît exactement la filiation peuvent être classées d'après des principes plus rationnels et bien des difficultés nées d'un groupement prématuré disparaissent naturellement. J'aurai donc à indiquer, comme conséquence

de mon étude, quelques réformes à introduire dans la coordination des Papilionacées.

En raison de l'étendue de la famille, j'ai dû d'abord circonscrire mon sujet. Le choix des *Anthyllis* comme point de départ n'est pas arbitraire. Ce genre est un de ceux que les méthodes vulgaires ont le plus de peine à définir. Ses limites varient avec les auteurs ; ses affinités sont évidemment multiples. L'étude de la structure est appelée à contrôler les caractères extérieurs incertains, à suppléer les données morphologiques insuffisantes.

Linné [1] définit le genre *Anthyllis* d'après les caractères de la fleur. A. P. de Candolle [2] en exclut les *Ebenus* de Linné qu'A. L. de Jussieu, à la suite de Lamarck, y avait rattachés. Il les place parmi les Euhédysarées, où ils sont maintenus par les auteurs plus récents : Endlicher, Bentham et Hooker, etc. Vahl [3] les fait même rentrer dans le genre *Hedysarum*. Cette épuration faite, de Candolle trouve dans la fleur un ensemble de caractères distinctifs des plus nets. Et pourtant la variabilité de l'habitus lui laisse des doutes sur l'homogénéité du genre, car il ajoute : *An genus dividendum?* Il y distingue cinq sections.

Boissier [4] opère un premier démembrement en érigeant en genres deux des sections du Prodrome : *Erinacea* et *Dorycnopsis*, et en dédoublant en deux genres *Cornicina* et *Physanthyllis*, la section *Cornicina* de de Candolle. Clusius et Tournefort faisaient déjà des *Erinacea* un genre. Lapeyrouse avait rattaché les *Dorycnopsis* aux *Dorycnium*. Savi réunissait la section *Cornicina* au *Medicago circinnata* dans le genre *Hymenocarpus*. Mönch rétablit, aux dépens de la section *Vulneraria*, les deux genres de Tournefort *Vulneraria* et *Barba-Jovis*.

Endlicher [5] maintient comme genres : *Erinacea* et *Dorycnopsis* et admet dans le genre *Anthyllis*, à titre de sections, les genres *Vulneraria* et *Barba-Jovis*, de Mönch, *Physanthyllis* et *Cornicina*, de Boissier.

1. Linné, *Genera plantarum*. Leyde, 1737.
2. A. P. de Candolle, *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Paris, t. II, 1825.
3. Vahl, *Symbolæ*, vol. II, t. 41.
4. Boissier, *Voyage en Espagne*.
5. Endlicher, *Genera Plantarum*. *Vindobonæ* p. 1267, 1836-1840.

Grenier et Godron[1] rétablissent la section *Aspalathoides* supprimée par Endlicher; mais ils réunissent dans la section *Vulneraria* les représentants français des *Vulneraria, Barba-Jovis* et *Physanthyllis.*

Bentham et Hooker[2] maintiennent les *Erinacea* dans les Génistées, mais ramènent les *Dorycnopsis* parmi les *Anthyllis.* Ils y laissent également l'*Anthyllis tetraphylla,* en en faisant l'unique représentant d'une section.

Tandis que certains botanistes démembraient le genre *Anthyllis,* d'autres lui adjoignaient des espèces extraites de genres différents, comme répondant aux traits essentiels de la définition de ce genre. L'*Anthyllis tragacanthoides* de Desfontaine et l'*Anthyllis Numidica* de Cosson ne sont autre chose que l'*Astragalus armatus* Wild. (*Astragalus tumidus* β *armatus* D. C.). L'*Anthyllis tragacanthoides* Coss (in Balansa, n° 916) non Desf. est une forme voisine de la précédente et synonyme d'*Astragalus Fontanesii* Coss. et Durieu ; l'*Anthyllis ononides* Burm. correspond au *Lotononis anthylloides* D. C.

Bien que Bentham et Hooker voient dans les *Anthyllis* débarrassés de l'*Erinacea* un genre bien limité, tout en gardant les *Dorycnopsis,* tous les auteurs admettent qu'ils ont d'étroites relations avec divers autres genres. Ces derniers doivent être également examinés comme pouvant éventuellement rentrer dans le même phylum.

Le genre *Anthyllis* est donc mal circonscrit. Voyons maintenant ce qu'on sait de ses affinités. Linné (*Genera*) plaçait les *Anthyllis* à la suite des *Dorycnium* et *Lotus* et immédiatement avant les *Trifolium.* A. L. de Jussieu les range dans la section V de l'ordre des Légumineuses, correspondant à deux des sous-tribus admises par de Candolle dans les *Loteæ :* les Génistées et les Trifoliées auxquelles il adjoint les *Clitoria* et *Psoralea* de la sous-tribu des Clitoriées, le *Dalea* de la sous-tribu des Galégées, la tribu des Phaséolées et le genre *Arachis* rattaché dans le Prodrome au sous-ordre différent des Césalpiniées. Les *Arachis* et *Dalea* sont les voisins immédiats du genre *Anthyllis* dans le *Genera* de Jussieu.

1. GRENIER et GODRON, *Flore de France.*

2. BENTHAM et HOOKER, *Genera Plantarum.* Londres, t. I, 1862-1867.

A. P. de Candolle rapporte les *Anthyllis* à la tribu des Lotées. Les Lotées de de Candolle sont un groupe disparate, n'ayant d'autre raison d'être que l'impossibilité de baser des divisions sur des caractères invariables : *nullo caractere certo dividendæ*. Cette pénurie tient à l'insuffisance des données sur lesquelles opérait l'auteur du Prodrome ; la feuille à elle seule fournit des distinctions essentielles. Toutefois on ne doit pas s'attendre à voir s'effacer toutes les transitions. Les progrès de la science révèlent tant de types intermédiaires imprévus, qu'il faudra plutôt se résoudre à établir les classifications sur des bases moins absolues.

De Candolle trouve même aux *Anthyllis* des affinités en dehors de la tribu ; car il dit des Lotées : *Tribus... ad Hedysareas accedens mediantibus Anthyllidibus cornicinis* et *Medicaginibus hymenocarpis fructu transverse loculari donatis*. Les Lotées lui paraissaient aussi reliées aux Sophorées par le genre *Amorpha* et la section *Chronopodium* du genre *Astragalus* parmi les Galégées et par un genre *incertæ sedis* « *Ammodendron* ». Il soupçonnait de plus des points de contact avec les Phaséolées.

Les *Anthyllis* terminaient la sous-tribu des Génistées, faisant suite aux genres *Ononis* et *Requienia*. Ce dernier genre partageait, à son avis, avec les *Heylandia* et *Hallia*, son affinité pour les *Anthyllis*. C'est en effet dans les Génistées qu'il plaçait encore les *Hallia*, genre éminemment critique, dont il disait : *Genus Psoraleæ aut Anthyllidi, nec Hedysaro affine*. Thunberg avait compris d'abord les *Hallia* parmi les *Hedysarum*, tandis que Jacquin les mettait, au nombre des Phaséolées, dans le genre *Glycine*. Endlicher les laisse dans les Génistées ; mais Bentham et Hooker les ramènent dans les Hédysarées, malgré la monadelphie.

Tout en insistant sur les liens étroits unissant les *Anthyllis* aux *Requienia*, de Candolle indiquait leur parenté avec les Trifoliées, en mettant en tête de cette dernière tribu la section *Hymenocarpos* du genre *Medicago* « *Sectio ad Anthyllides cornicinas valde accedens* ». On voit que de Candolle hésitait à placer les *Anthyllis* dans les Génistées ou dans les Trifoliées. Le nom de la première section *Dorycnioides* montre assez qu'il trouvait d'étroits rapports entre ce genre et les *Dorycnium* et *Lotus*, compris aussi dans les Trifoliées.

Endlicher laisse les *Anthyllis* à la place même que de Candolle leur avait assignée, mais en ramenant les *Erinacea* au milieu des Génistées et en rejetant les *Dorycnopsis* entre les *Dorycnium* et les *Lotus*.

Grenier et Godron traitent comme Endlicher les trois genres provenant du démembrement des *Anthyllis* et placent encore le genre *Anthyllis* entre les Génistées et les Trifoliées. Seulement pour trancher la question d'affinité qui avait embarrassé leurs devanciers, ils créent une sous-tribu des Vulnérariées, intermédiaire aux précédentes et formée des *Anthyllis* et *Hymenocarpus*, les deux genres que leur affinité mutuelle avait attirés aux confins des anciennes sous-tribus.

Bentham et Hooker érigent en tribus les trois sous-tribus des Lotées d'Endlicher : *Trifoliées*, *Lotées*, *Galégées*. Les *Anthyllis* viennent à la suite des Trifoliées, mais séparées de cette tribu pour prendre la tête des Lotées. Les Lotées elles-mêmes sont partagées en deux sections. La première section a pour caractéristique : *Legumen indehiscens vel tardius bivalve*. Elle comprend, outre les *Anthyllis* : les *Helminthocarpum*, *Hymenocarpus* et de plus les *Securigera* que de Candolle et Endlicher, ce dernier sous le nom de *Bonaveria*, plaçaient parmi les Hédysarées. Les auteurs recommandent de comparer à cette section le genre *Scorpiurus*, qu'ils laissent dans les Hédysarées, tout en observant que les articles de la gousse s'isolent peu ou point. Au reste ils insistent sur les affinités des *Hedysareæ Coronilleæ* avec les Lotées, qui n'en diffèrent que par le légume inarticulé. Si l'on songe à l'imperfection de ce dernier caractère chez les Coronilles elles-mêmes, ce rapprochement paraîtra digne de la plus grande attention.

La seconde section des Lotées, à légumes bivalves, comprend les *Cytisopsis*, *Dorycnium*, *Lotus*, *Hosackia* ; elle a des rapports morphologiques avec la section *Podolotus* du genre *Astragalus*, en pleine tribu des Galégées.

D'autre part le genre *Trifolium*, bien qu'homogène, relierait étroitement les autres Trifoliées aux genres précédents ; car, aux yeux de Bentham et Hooker, les sections *Lagopus*, *Trichocephalum*, *Fragifera* et *Vesicastrum* de Koch formeraient un sous-genre *Anthyllidi et Cytisopsi accedens*.

La monadelphie de plusieurs *Anthyllis* rappelle les Génistées, qui offrent, de leur côté, chez les *Erinacea,* le calice de notre genre. Les *Requienia* deviennent une simple section du genre *Tephrosia,* de la tribu des Galégées; tandis que les *Hallia* qui, pour de Candolle, étaient, avec les *Anthyllis,* leurs plus proches parents, sont renvoyés à la fin des Hédysarées. Les Clitoriées du Prodrome sont démembrées de telle façon, que le genre *Psoralea* passe aux Galégées, le genre *Clitoria* aux Phaséolées.

Les séries de M. Baillon[1] concordent avec les tribus de Bentham et Hooker. Bien que l'ordre des séries et des genres qui les composent présente plusieurs interversions, les relations des *Anthyllis* avec les deux sections de Lotiers et avec les Trèfles sont essentiellement les mêmes.

Le *Genera* de Bentham et Hooker me paraît être le guide le plus avantageux à suivre pour constituer le phylum des *Anthyllis;* mais le rapide exposé qui précède montre que la question est complexe et que les données actuelles de la morphologie nous offrent un écheveau singulièrement enchevêtré. Le problème posé exige en effet la connaissance des tribus et des genres mentionnés et des genres avec lesquels ces tribus et ces genres pourraient avoir des affinités plus étroites qu'avec les *Anthyllis.*

Les Podalyriées, les Viciées, les Dalbergiées et les Swartziées sont les seules tribus dont les représentants n'ont pas été indiqués comme ayant des liens directs avec les *Anthyllis* ou avec les types voisins. Pourtant les Podalyriées ont de nombreux rapports avec les Génistées; les Viciées et les Trifoliées semblent se joindre par l'intermédiaire des *Ononis* et des *Cicer.* Ces deux genres sont d'ailleurs aberrants dans leur tribu respective et leurs connexions pourraient bien ne pas s'étendre au reste des tribus. Je dois dire toutefois que les types les plus authentiques des Trifoliées et des Viciées ont, dans les caractères de la feuille, d'étroites relations jusqu'ici méconnues. Mais ces relations portent précisément sur les particularités qui nous amèneront à rejeter les Trifoliées du phylum des *Anthyllis.* Les Génistées elles-mêmes doivent en être bannies, comme on le verra plus loin. Les

1. Baillon, *Histoire des plantes.*

Podalyriées, aussi bien que les trois autres tribus que nous venons de mentionner, seront donc d'avance exclues de notre étude.

Il s'agit de savoir en quoi les caractères déjà connus de la feuille justifient les rapprochements mentionnés et de déterminer quels caractères nouveaux de ce membre pourraient avoir assez de poids pour motiver une conclusion dans les cas incertains. Peu à peu nous éliminerons certains membres du phylum provisoire esquissé d'après les auteurs; nous y rattacherons d'autres types et notre conclusion sera, croyons-nous, l'établissement d'une série beaucoup plus rapprochée du groupement naturel.

Récapitulons ces diverses données en les rapportant à la classification de Bentham et Hooker. Les *Anthyllis*, comprenant les genres *Vulneraria*, *Barba-Jovis* (*Pogonitis* Rchb.), *Physanthyllis*, *Cornicina* et *Dorycnopsis*, sont considérés comme tenant de près aux *Helminthocarpum*, *Hymenocarpus*, *Bonaveria*. Par la section *Dorycnopsis*, ils se relient aux Lotéès à légumes bivalves, c'est-à-dire aux *Cytisopsis*, *Dorycnium*, *Bonjeanea*, *Lotus*, *Hosackia*. Toutes les Lotées rentreraient donc dans leur parenté.

Le *Bonaveria* lui-même ne serait pas déplacé parmi les Hédysarées-Coronillées, qui rappellent encore les Lotées par le genre *Scorpiurus*. La question se posera de savoir si les Coronillées permettent de passer des Lotées proches parentes des *Anthyllis* aux autres Hédysarées, d'aûtant plus que les *Ebenus*, *Arachis*, *Hallia* ont été signalés, tantôt comme parents des *Anthyllis*, tantôt comme membres des Hédysarées.

La tribu des Trifoliées est aussi indiquée par plusieurs auteurs comme susceptible de fournir des rameaux de la généalogie des *Anthyllis*, puisque les *Hymenocarpus* ont longtemps été rangés parmi les *Medicago* et que plusieurs sections des Trèfles passent pour être proches parentes des *Anthyllis* et *Cytisopsis*. Les *Ononis* sont aussi placés dans leur voisinage par de Candolle.

Les Génistées ne peuvent pas être rejetées de prime abord, puisque l'*Anthyllis Hermanniæ* a été successivement un *Cytisus* L., un *Aspalathus* L. et Lam., un *Spartium* Desf. Il portait trois noms génériques dans le *Species* de Linné. Les *Erinacea*, placés par Bentham et Hooker au voisinage des *Genista*, rappellent assez les *Anthyllis* par le calice renflé, membraneux, à dents courtes,

pour leur avoir été réunis génériquement. Le *Lotononis anthylloides* DC, nommé *Anthyllis ononides* par Burmann, indique assez les difficultés que présente parfois la distinction des *Anthyllis* à l'égard des Génistées. D'ailleurs les anciens auteurs considéraient les affinités des deux groupes comme très étroites.

Les relations avec les Sophorées sont improbables. Nous aurons pourtant à apprécier la solidité du lien que le genre *Ammodendron* pourrait éventuellement nouer. Il faudra examiner rapidement si les Phaséolées ne touchent pas aux *Anthyllis*, soit par les *Phaseolus*, soit par les *Clitoria*, opinion qui pourrait être suggérée par la classification de Jussieu, mais qui toutefois n'a pas arrêté les botanistes plus récents.

La tribu des Galégées est peut-être celle dont les affinités avec les *Anthyllis* sont les plus complexes et les plus obscures, puisque les prétendus parents des *Anthyllis* qu'elle renferme appartiennent à des genres aussi disparates que les *Astragalus* (sections *Podolotus* et *Chronopodium* et espèces voisines d'*Astragalus armatus*), *Dalea, Psoralea, Amorpha*.

Les *Arachis* placés par A. L. de Jussieu à côté des *Anthyllis*, ont été compris au nombre des Césalpiniées par de Candolle. Afin de n'avoir pas à étendre notre cadre au delà des limites des Papilionacées, disons tout de suite que, par la structure de la feuille, le genre *Arachis* rentre dans les Hédysarées, au voisinage des *Stylosanthes*, conformément à la classification de Bentham et Hooker.

Ainsi les Lotées, Trifoliées, Génistées, Galégées, Sophorées, Hédysarées, Phaséolées sont les tribus dans lesquelles nous devons chercher la parenté des *Anthyllis*. Certaines des tribus précitées ne confinent au genre *Anthyllis* que par un genre ou deux et encore d'une façon problématique. Aucune d'elles n'est assez homogène pour que la parenté démontrée de telles espèces entraîne le rattachement de toutes les autres. Une affinité basée sur un ou deux caractères saillants suffit en effet pour donner un signe de ralliement aux membres d'une tribu, mais non pour démontrer une filiation commune. Aussi ne devons-nous pas éparpiller nos recherches en les étendant à toutes les espèces ni même à tous les genres des tribus soupçonnées. Je prendrai dans

chacune d'elles les types dont la parenté avec les *Anthyllis* est la plus probable et, suivant que le résultat sera positif, douteux ou négatif, j'étendrai mon examen plus ou moins loin aux espèces voisines, sauf à confirmer, par la prise en considération de nouveaux caractères, les conclusions suggérées par les premiers indices.

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE COMPARÉE EXTERNE

CONTOURS GÉNÉRAUX

I. — Degré de composition.

Le degré de composition des feuilles est reconnu comme offrant d'excellents caractères pour la classification des Papilionacées. Il est même bien remarquable que les feuilles décomposées, si fréquentes dans les deux autres familles de l'ordre des Légumineuses, fassent défaut à celle-ci. De Candolle avait déjà introduit ce caractère négatif dans la diagnose de la famille : *Folia simplicia aut simpliciter composita, nunquam bi nec tripinnata.* Les auteurs plus récents l'ont suivi. Bentham et Hooker ne signalent qu'une exception concernant deux espèces de *Rhynchosia*, de la tribu des Phaséolées.

On rencontre un certain nombre de Papilionacées dont les feuilles portent un seul limbe. Quand une pareille disposition se montre dans une famille où l'on ne connaît pas d'exemple de feuille à plusieurs limbes, on n'hésite pas à y voir des feuilles simples. Mais ici ne s'agit-il pas d'une simple modification du type composé ? La feuille à limbe unique n'est-elle pas une feuille composée unifoliolée, c'est-à-dire dont le limbe représente une ramification terminale d'un rachis ? Quand le limbe est continu avec son support ou même atténué en pétiole comme chez les *Scorpiurus*, la morphologie simple ne fournit aucun argument en faveur de cette opinion. Mais si le sommet du pétiole prend la structure propre aux pétiolules des feuilles multijuguées et s'oppose à la portion inférieure comme ceux-ci s'opposent au rachis, par la confluence des faisceaux en une colonne axile, par le déve-

loppement exagéré de l'écorce et de plus se limite à l'égard de cette portion inférieure par une articulation (*Ononis alopecuroides*, etc.), on est bien tenté de conclure à l'existence d'une feuille composée rudimentaire. Cette interprétation toutefois n'est pas à l'abri des objections. L'articulation et les rapports particuliers entre les faisceaux et le parenchyme sont en effet des modifications directement liées à la fonction motrice. Elles se retrouvent dans les cotylédons d'un grand nombre d'espèces, aussi bien que dans les feuilles assimilatrices. Or la simplicité des cotylédons est un caractère plus constant encore que la composition des feuilles dans la famille des Papilionacées.

La morphologie simple nous laisse donc dans le doute. La morphologie comparée nous montre que toutes les espèces dont les feuilles n'ont qu'un limbe sont proches parentes d'espèces à feuilles multifoliolées ; mais il n'est guère possible de décider *a priori* laquelle des deux formes procède de l'autre.

L'étude du polymorphisme foliaire observé dans un seul individu nous fournira, au chapitre suivant, quelques nouveaux renseignements au sujet de l'évolution de ces formes bâtardes de la feuille, l'ontogénie étant toujours le meilleur flambeau de la phylogénie. Pour le moment, nous ne pouvons dire qu'une chose : c'est que les feuilles munies d'un limbe unique et articulé sont intermédiaires entre les feuilles simples et les feuilles composées.

II. — Mode de composition.

Les feuilles sont digitées chez les Génistées, sauf dans les cas où la feuille est unifoliolée ou simple. Ces deux exceptions sont d'ailleurs une simple réduction du type habituel, dans lequel le nombre des folioles est le plus souvent de 3.

Cette dernière disposition, fréquente chez les Trifoliées, où l'on retrouve même des espèces à 4-5 folioles digitées (*Trifolium Lupinaster*), passe, dans la majorité des espèces, à la feuille trifoliolée-pennée, par suite de prolongement du rachis au-dessus de l'insertion des folioles latérales. Chez les *Ononis*, la feuille pennée se complique et s'éloigne, plus encore que celle des autres Trifoliées, du type palmé. Même en dehors des espèces à

feuilles plurijuguées, les folioles latérales sont fréquemment alternes et la dernière est très éloignée de la terminale. Aussi M. Baillon [1] a-t-il pu citer les feuilles au nombre des organes qui rapprochent les *Ononis* des Trifoliées, plutôt que des Génistées.

Les feuilles trifoliolées-pennées caractérisent aussi les Phaséolées et la sous-tribu des Desmodiées parmi les Hédysarées. Mais les plantes de ces groupes se distinguent immédiatement à la présence de stipelles qui font défaut chez les Trifoliées.

La disposition imparipennée est habituelle chez les Lotées, les Hédysarées et les Galégées. Enfin les Viciées sont définies par la présence d'une vrille ou d'une arête terminale.

Le mode de composition des feuilles a donc pu être appliqué fort heureusement à la diagnose des tribus. Quelques exceptions sont mentionnées dans chaque groupe; mais généralement elles représentent des formes directement réductibles au type primitif; ou bien elles appartiennent à des genres critiques, intermédiaires à différentes tribus et correspondant à des stades de l'évolution de la famille où plusieurs autres caractères étaient aussi mal fixés. Ainsi la feuille imparipennée du *Cicer arietinum* coïncide avec d'autres organes exceptionnels dans la tribu des Viciées, notamment avec la présence de poils glanduleux semblables à ceux des *Ononis*. Dans une espèce voisine, le *Cicer Songaricum*, les feuilles inférieures sont encore imparipennées, d'après de Candolle, la vrille ne se substituant à la foliole terminale qu'à une période avancée de l'ontogénie. Les *Cicer* se comportent donc comme un genre précurseur, dans lequel on saisit le passage de la feuille des Trifoliées à celle des Viciées.

On connaît des feuilles digitées chez quelques espèces des genres *Astragalus, Indigofera, Dalea, Psoralea,* rangés parmi les Galégées. Or le genre *Astragalus* est beaucoup plus analogue, par la structure de la feuille, aux Génistées qu'aux Galégées ordinaires. Les *Indigofera* paraissent tout d'abord bien éloignés des Génistées; mais ils y sont reliés par les *Cyamopsis* qui ont des caractères histologiques concordant avec les Astragales et les Genêts, malgré leurs feuilles trifoliolées-pennées. Enfin les *Dalea*

1. BAILLON, *Histoire des plantes*.

et les *Psoralea* appartiennent à une série aberrante, intimement alliée avec le genre *Hallia*, que les morphologistes ont successivement placé dans les Génistées et dans les Hédysarées. Un examen critique de ces exceptions montre donc le mode de composition des feuilles encore plus fixe qu'on ne le croyait, si chaque tribu est débarrassée des formes de passage incapables de se plier aux exigences de la taxinomie et de respecter les frontières conventionnelles élevées entre les tribus.

L'organogénie est d'accord avec la morphologie comparée pour démontrer que la forme pennée et la forme palmée ont une origine commune. En comparant des *Trifolium* aux *Medicago*, M. Prantl[1] n'a trouvé aucune différence entre les rudiments foliaires. Dans les deux cas, les folioles latérales se dégageaient simultanément, et avec une puissance à peu près égale, de l'ébauche primitive ; le segment impair avait une légère avance dans l'un comme dans l'autre. Nous voyons donc ici, comme les zoologistes l'ont signalé si souvent, que les caractères distinctifs des genres ou même des tribus sont confondus dans les premiers stades ontogéniques et n'acquièrent la disposition devenue caractéristique dans les membres adultes qu'à une période correspondant au stade phylogénique dans lequel la divergence s'est réalisée.

III. — Forme des feuilles.

L'intégrité des folioles n'est pas un caractère moins important que les précédents. Bentham et Hooker ont, avec raison, insisté sur cette propriété qui établit une distinction entre deux tribus longtemps confondues, les Lotées et les Trifoliées. Les Lotées ont, en effet, toujours les folioles entières et, chez les Trifoliées, la denticulation est générale. Les dents sont, il est vrai, plus ou moins saillantes ; on passe aisément des découpures faibles aux dents entièrement oblitérées. Toujours est-il que la présence de folioles dentées permet immédiatement d'affirmer que l'espèce considérée n'appartient pas aux Lotées bien caractérisées. Les *Hymenocarpus* s'opposent par ce caractère au *Medicago radiata*

1. PRANTL, *loc. cit.* 1883.

auquel ils avaient été rattachés dans une section commune. La structure confirme cette distinction.

Ce caractère justifie le transfert du genre *Anthyllis* des Trifoliées aux Lotées. Il y a plus: la grande fixité à laquelle se trouvent parvenues l'intégrité chez celles-ci, les découpures chez celles-là, semble indiquer entre les deux tribus un hiatus qui ne peut être comblé que par des genres offrant des états intermédiaires. Or ces transitions n'ont pas été trouvées dans les genres évidemment liés aux Lotées; il y a donc lieu d'exclure du phylum des *Anthyllis,* non seulement les Trifoliées, mais aussi, jusqu'à plus ample informé, toutes les Papilionacées qui n'ont pas les folioles entières. Nous verrons cette conclusion confirmée par plusieurs caractères de structure absolument différentiels des Trifoliées et des Lotées.

Les Génistées ont, comme les Lotées, des folioles entières. On signale seulement des exceptions dans les genres *Hovea* et *Anarthrophyllum*. Encore chez ce dernier s'agit-il plutôt d'une séparation incomplète de folioles que d'une véritable découpure du limbe. Ce caractère distingue entre autres les *Lotononis* des *Ononis,* dont ils avaient été considérés d'abord comme une simple section.

Les Hédysarées sont dans le même cas. Les exceptions mentionnées dans cette tribu disparaissent devant un examen plus attentif. On a confondu en effet, avec les vraies dentelures, c'est-à-dire avec les découpures du bord limbaire, de simples excroissances faisant saillie latéralement. C'est par une erreur de cette nature que les folioles dentées ont été données comme un caractère du *Sœmmeringia* et de certaines espèces d'*Adesmia* (fig. 2). Les folioles de ces deux genres sont entières; mais elles portent des excroissances glandulaires, parfois volumineuses, qui font paraître les marges dentelées. Chez l'*Æschynomene viscosa,* la denticulation apparente est limitée aux stipules (fig. 1) et aux bractées. Cette distinction avait déjà été indiquée par Bentham et Hooker, à propos des *Glycyrrhiza,* dont quelques espèces ont les folioles « *glanduloso-denticulata* », par de Candolle, à propos des *Stylosanthes viscosa, mucronata,* qui ont les folioles « *serrulato-ciliata* ».

Parfois les faisceaux envoient de forts diverticules vers les glandes. L'*Æschynomene viscosa* offre un exemple frappant de cette disposition. Cette richesse vasculaire peut devenir le point de départ d'un développement exagéré de la région qui supporte l'émergence et, si la glande venait à avorter dans ce cas, comme elle le fait si souvent sur le rachis de certaines espèces, il resterait à sa place une dent bien difficile à distinguer des découpures ordinaires du limbe. Mais il n'en est pas moins nécessaire de séparer les *glandes dentiformes* des dentelures proprement dites.

Chez les *Heylandia latebrosa*, *Lotus uliginosus* (fig. 3), etc., la marge porte des poils robustes dont le pied est encadré par une collerette saillante de cellules épidermiques. Après la chute du flagellum, la foliole paraît finement denticulée (fig. 4, 5) : c'est encore une fausse découpure. Une fine nervure vient se terminer à la base même du poil chez le *Lotus uliginosus* (fig. 6).

Parmi les Galégées, Bentham et Hooker signalent seulement deux genres comme munis de feuilles dentées : les *Cyamopsis* et les *Psoralea*. Dans ces genres, la découpure n'existe pas chez toutes les espèces. Tous deux sont des types collectifs, présentant un mélange de caractères de plusieurs tribus, appartenant par conséquent à un niveau de la série phylogénique où plusieurs caractères sont en voie de transformation. Les *Cyamopsis* sont à la limite inférieure des Galégées. Les *Psoralea* s'y rattachent encore par l'organisation florale, quoique le fruit indéhiscent rappelle les Hédysarées monospermes. Mais la structure foliaire les confond avec les *Hallia* et avec d'autres Hédysarées. On peut donc les considérer comme un type limite d'Hédysarées, gardant en partie l'héritage d'ancêtres qui lui sont communs avec les Galégées et détaché de la souche à un point peu éloigné peut-être du nœud d'où est sortie la branche Trifoliée. Ces deux genres que, dans la pratique, on rattachera, plus ou moins arbitrairement, à la tribu dont ils portent la livrée conventionnelle, sont donc, au point de vue phylétique, des formes à part ou, si l'on préfère, des traits d'union ; et c'est là précisément que le caractère de l'intégrité des folioles est en pleine évolution. Par conséquent les folioles entières fournissent encore un caractère dominateur dans les tribus des Hédysarées et des Galégées.

C'est un héritage transmis intégralement à chaque représentant de ces groupes : c'est un caractère palingénique de tribu.

Parmi les Viciées, l'intégrité du limbe n'est plus un caractère fixe. Quelques espèces de *Pisum* ont les folioles crénelées ou sinuées. Plusieurs *Vicia* ont les folioles serretées. Ce caractère y est à peine spécifique. Ainsi le *Vicia Narbonnensis* L. a les folioles entières ou rarement quelques folioles supérieures un peu dentées ; le *Vicia serratifolia* Jacq. les a découpées. Quelques auteurs considèrent ces deux formes comme des variétés d'une même espèce. Alefeld [1] les envisage comme spécifiquement distinctes, parce que les feuilles serretées, jointes à quelques autres caractères accessoires, constituent une *somme de différences* suffisante pour établir une diagnose. Les dents sont surtout développées chez le *Cicer arietinum*. De ce chef, ce genre contraste avec les Hédysarées et concorde avec les Trifoliées.

Si nous observons d'autre part que, même chez les espèces à folioles entières, les découpures existent habituellement sur les stipules, c'est-à-dire sur la partie la moins directement liée aux fonctions assimilatrices, il devient probable que la découpure est une propriété transmise par les ancêtres Trifoliées et en voie de disparition dans la tribu des Viciées. La découpure est donc un caractère hyperpalingénique de la tribu, incomplètement effacé dans les portions essentielles de la feuille, mais encore inaltéré dans les organes rudimentaires.

En dehors de la question d'intégrité, la forme des folioles n'a reçu aucune application dans le groupement des Papilionacées.

La forme des pétioles n'est guère plus utilisable. Les pétiolules se distinguent du rachis par une forme plus cylindrique et un diamètre bilatéral moindre. Une disposition analogue se retrouve au niveau de l'articulation inférieure du rachis chez un certain nombre d'espèces. Cette propriété morphologique est en rapport avec la motricité ; aussi les pétiolules ainsi que la base du rachis ont-ils reçu le nom de *renflements moteurs*, bien que cette partie soit souvent la plus étroite de la feuille. Il est vrai que, même alors, elle présente une section circulaire et une consistance char-

1. Alefeld, *Ein häufig unbeachtetes Axiom der Art*. (*Botan. Zeitung*, t. 20, 1862.)

nue, qui éveille l'idée d'un gonflement. M. Hansgirg[1] cite seulement un petit nombre de Papilionacées dépourvues de mouvements provoqués ou spontanés ; ce sont les *Pultenæa prostrata, P. tenuifolia, Indigofera carnosa, Lespedeza Delavayi, Adesmia balsamica, Sophora tomentosa*. L'existence des organes moteurs est donc un des caractères les plus habituels de la famille. La motilité des feuilles se trouve encore renforcée par celle des tiges. La nutation s'observe même dans les rhizomes où elle est relativement peu répandue dans le règne végétal. M. Arnold Ortmann[2] considère ce phénomène comme général chez les Papilionacées ; car il n'a pas trouvé d'exception parmi les espèces examinées. Il est vrai qu'il n'en a pas étudié plus de trois : *Lathyrus latifolius, Vicia Sepium, Vicia Cracca*. En y ajoutant même l'*Orobus tuberosus*, chez qui M. Warming[3] a indiqué la même particularité, on trouvera la généralisation de M. Ortmann quelque peu prématurée.

Les groupements proposés par M. Hansgirg d'après le sens du mouvement des feuilles renferment, à côté d'espèces parentes, des types si disparates, qu'on peut voir dans cette propriété des caractères en pleine évolution, variant d'une façon déréglée dans toute la famille des Papilionacées. Je n'ai pas jugé utile de préciser les détails morphologiques liés à ces divers modes de mouvement.

IV. — Stipules.

Les stipules font rarement défaut aux Papilionacées. Les exceptions ont été considérées comme réductibles à un avortement ou même à une précoce caducité. Aussi leur présence entre-t-elle dans la plupart des diagnoses de la famille : par exemple dans le Prodrome, dans les *Genera* de Jussieu, Endlicher, Bentham et Hooker, etc.

1. Hansgirg, *loc. cit.*, 1890.
2. Arnold Ortmann, *Beiträge zur Kentniss unterirdischer Stengelgebilde*. (Inaug.-Diss. Iena, 1886.)
3. Warming, *Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. Kjobenhavn*, 1884.

Parmi les Lotées, les stipules offrent les variations les plus étendues. L'accord est même loin d'être fait entre les auteurs sur ce qui mérite ce nom dans plusieurs genres, notamment chez les *Lotus*. Longtemps on vit des stipules foliacées dans les deux lames vertes qui se détachent de la base du rachis, et cette opinion a encore ses partisans, puisqu'elle est adoptée par l'auteur d'un des plus récents travaux sur la structure des stipules [1]. Ces pièces vertes ne sont que des folioles précoces pour Cambessèdes, Trinius, Fischer et C. A. Meyer, Irmisch, Norman, Alefeld, Clos [2]. Le fait est qu'elles ont bien la structure des folioles et aussi une articulation qui manque aux stipules. Mais elles se distinguent des folioles ordinaires par leur situation et par leur forme et en outre, d'après Alefeld [3], par leur préfoliaison. Elles ne sont ni plissées ni enroulées dans le bourgeon, tandis que toutes les folioles et même les phyllodes des Papilionacées présentent l'une ou l'autre de ces dispositions. Ne serait-ce pas assez pour les rattacher aux stipules, si ces organes, comme le veut M. Van Tieghem [4], ne sont jamais qu'une première paire de folioles?

A cette conclusion, les précédents auteurs opposent l'existence de petites languettes hypophylles, plus ou moins caduques, plus stipuliformes encore que les lames vertes, représentant par conséquent les vraies stipules.

Alefeld n'admet pas que les droits de ces petites émergences au titre de stipules puissent effacer ceux des pièces vertes qui les surmontent. Pour lui, les stipules des anciens méritent bien ce nom ; mais les petites excroissances glanduliformes en sont des dépendances, « bien qu'elles en soient séparées ». La scission des stipules ne serait même, chez les Lotées, qu'un cas particulièrement net d'une disposition plus générale, dont l'apparition fréquente et normale justifierait une distinction entre des stipules supérieures et des stipules inférieures ou portion inférieure des

1. Oscar SCHULTZ, *loc. cit.*, 1888.

2. CLOS, *Des Stipules considérées au point de vue morphologique.* (*Bulletin de la Soc. botanique de France*, t. 26, p. 151. 1879.)

3. ALEFELD, *Ueber die Stipulæ bei Lotus.* (*Botan. Zeitung*, t. 20. 1862.)

4. Van TIEGHEM, *Traité de Botanique*, 1re édit., p. 318, et 2e édit., p. 292.

stipules. La stipule inférieure serait représentée par les petits organes glanduleux des Légumineuses.

Dans des variétés cultivées de Poirier, j'ai vu souvent les stipules entraînées plus ou moins haut sur le pétiole, de façon à perdre tout contact avec la tige ; dans certains cas, on distingue à la fois une paire normale de stipules à l'insertion du pétiole et une ou deux languettes stipuliformes détachées de la base du limbe. Si cette disposition était moins inconstante, nous pourrions lui appliquer la théorie d'Alefeld.

La morphologie superficielle s'étant montrée impuissante à trancher ces questions litigieuses, on a depuis longtemps cherché à définir les stipules par leurs relations avec les faisceaux de la tige et de la feuille. Nous aurons à examiner la nervation et l'insertion vasculaire des stipules, quand nous aborderons la structure intime. Auparavant nous devons faire appel à la morphologie comparée.

Les pièces considérées par Alefeld comme stipules inférieures chez les *Lotus* sont de petites émergences munies d'un épiderme distinct et d'une masse parenchymateuse de tissu fondamental non différencié. La forme de ces émergences est généralement hémisphérique, presque sphérique, ovoïde ou enfin conique. Parfois elle se complique par l'apparition d'une petite saillie terminale, qui les fait ressembler à une mamelle surmontée de son mamelon (*Lotus hispidus*) [fig. 8] ; ou bien l'excroissance est rejetée de côté (*Lotus corniculatus*). Chez le *Lotus canescens* (fig. 9), l'émergence s'allonge et prend la forme d'un cône surmonté d'un petit bouton et reposant sur un pédicule rétréci. Celle du *Dorycnium suffruticosum* est irrégulièrement bosselée ; celle du *Physanthyllis tetraphylla* (fig. 7) s'étire en une languette étroite. Chez l'*Ornithopus compressus*, l'émergence est chargée de poils semblables à ceux du limbe. On en trouve aussi sur l'émergence du *Ludovicia Kremeriana*.

Généralement, toute la masse a ses cellules remplies de tanin, en sorte que, physiologiquement, c'est un organe sécréteur. Bien que, dans quelques genres, les formations analogues soient pauvres en tanin, ou même, par une rare exception, n'en présentent aucune trace, nous pouvons donner à ces formations litigieuses le nom d'*émergences tanifères*.

Les émergences tanifères sont insérées immédiatement au-dessous de pièces vertes stipuliformes chez la plupart des *Lotus* (fig. 259), les *Bonjeanea,* les *Tetragonolobus* (fig. 251, 252). Il en est encore de même chez les vrais *Dorycnium,* bien que les lames vertes, amenées par contraction du rachis au même nœud que les folioles supérieures, diffèrent peu de ces dernières.

Deux *Lotus,* exceptionnels comme les *Dorycnium* par la suppression de l'entre-nœud pétiolaire et considérés par quelques auteurs comme des types génériques distincts : le *Lotus sessilifolius* (*Pedrosia* Lowe) et le *Lotus peliorhynchus* (*Heinekenia* Webb)[1], sont dépourvus d'émergences tanifères à la base des feuilles. Cette suppression du dernier vestige de la stipule résulte sans doute de l'accélération évolutive des limbes, qui se développent côte à côte tout près du nœud, le pétiole étant réduit à une gaine très courte. Dans ces conditions, toutes les folioles se ressemblent : elles sont ovales-allongées dans la première espèce, linéaires dans la seconde. Elles s'élèvent au nombre de sept chez le *Lotus peliorhynchus,* ce qui est exceptionnel dans le genre. Un fait à noter : c'est que, dans les bractées, le type primitif reparaît avec trois folioles et deux émergences tanifères étroites et aiguës.

La pièce verte stipuliforme est unilatérale chez les *Lotus tetraphyllus* (fig. 223), *L. anthylloides* (fig. 225), *Dorycnopsis onobrychoides* (fig. 222). Néanmoins les émergences tanifères restent identiques des deux côtés, ce qui indique entre les deux organes une connexion moins étroite que ne le suppose la théorie d'Alefeld.

Les pièces stipuliformes font entièrement défaut aux feuilles caulinaires des *Anthyllis* (fig. 248), *Hymenocarpus, Helminthocarpum, Hosackia glabra, Ornithopus perpusillus, O. compressus*. Ces espèces n'en possèdent pas moins des émergences tanifères. Mais on trouve des transitions entre cette disposition et les précédentes. Tout en décrivant l'*Anthyllis cytisoides* comme étant habituellement trifoliolé, de Candolle se demandait si l'on ne devait pas y voir plutôt des feuilles simples, munies de deux stipules foliacées ? En réalité l'entre-nœud qui sépare les folioles

1. Je dois à l'obligeance de MM. Lemoine, horticulteurs à Nancy, d'avoir pu étudier cette espèce vivante. Je les prie d'agréer mes remerciements.

inférieures des émergences tanifères est très appréciable. Ce n'en est pas moins une forme de passage. De même chez le *Physanthyllis*, l'*Hosackia glabra*, une foliole précoce unilatérale rappelle souvent la pièce stipuliforme du *Lotus tetraphyllus*; mais elle garde un aspect plus évidemment foliolaire.

Nous voyons donc, d'un côté, les émergences glandulaires devenir absolument indépendantes des limbes stipuliformes. D'un autre côté, l'*Anthyllis Hermanniæ* (fig. 10, 11) possède une émergence tanifère au sommet de chaque foliole, sans compter une émergence basiliaire, tenant la place des stipules (*s*) et chargée de tanin au sommet seulement. Cette espèce, d'ailleurs, est exceptionnelle par une tendance exagérée à la transformation tanique des extrémités, tendance qui se réalise même dans les piquants caulinaires. Il faut se garder de confondre cette adaptation commune au rôle sécréteur avec une homologie entre des amas quelconques de cellules à tanin et les émergences localisées près de l'insertion de la feuille.

Ailleurs les émergences tanifères font partie intégrante de stipules incontestables. Chez les *Scorpiurus* (fig. 237, *e*), *Bonaveria*, elles en occupent la pointe. Chez l'*Hosackia crassifolia*, les vraies stipules portent, vers la base de la marge externe, un amas glanduleux analogue aux émergences développées isolément dans la région stipulaire chez plusieurs de ses congénères. L'*Ornithopus ebracteatus* offre un cas intermédiaire : les stipules sont réduites à des lames ondulées sur les bords (fig. 12); elles sont transparentes dans leur portion moyenne; mais les marges sont garnies d'une bordure tanifère. L'*O. ebracteatus* tient ainsi le milieu entre les vrais *Ornithopus* et les *Coronilla* à stipules écailleuses, dépourvues d'émergence tanifère, notamment les Coronilles auxquelles l'*O. ebracteatus* avait été réuni pour former le genre *Arthrolobium*.

Les stipules du *Dalea alopecuroides*, normales, quoique réduites et même énerves dans quelques feuilles, contiennent, outre les systèmes sécréteurs internes qui les rapprochent des folioles, des cellules épidermiques saillantes, gorgées de tanin, sur les bords et vers la pointe.

Anticipant sur la morphologie comparative, constatons l'absence

de lames vertes stipuliformes, malgré le développement normal des émergences, dans les premières feuilles et dans les bractées des *Lotus*.

Chez les *Anthyllis,* les modifications sont bien plus profondes avec l'âge. Suivons-les chez la Vulnéraire. La première feuille (fig. 239, 240) est simple ; le limbe spatulé s'atténue en pétiole. Vers le sommet de la portion engaînante, se détache, de chaque côté, à des niveaux un peu différents, une émergence tanifère. Aucun ressaut dans le bord de la gaîne n'indique au dehors la libération des stipules concrescentes avec le pétiole.

Les feuilles suivantes (fig. 241-243) ne se comportent pas autrement, si ce n'est qu'elles ont des folioles latérales rudimentaires bien au-dessus des émergences. Les feuilles radicales apparues un peu plus tard présentent un phénomène qui s'accentue dans les feuilles successives. L'émergence tanifère est peu à peu soulevée par un lobe qui se détache de la gaîne et qui acquiert l'aspect d'une vraie stipule (fig. 244, 245). Mais plus loin cet aspect s'altère de nouveau. Le rachis ne s'allonge pas dans une proportion comparable à la multiplication et à l'agrandissement des folioles. Aussi les folioles inférieures, qui étaient assez peu distantes des émergences tanifères, finissent-elles par se fusionner en partie avec le bord supérieur de la stipule (fig. 246, 247). La stipule qui avait soulevé l'émergence tanifère entre de nouveau en régression dans les feuilles caulinaires (fig. 248, 249) et, quand les folioles précoces restent néanmoins très rapprochées du nœud, on a sensiblement la disposition des *Lotus*. Celle-ci est particulièrement accusée dans les feuilles supérieures et les bractées.

Comme l'*Anthyllis,* les *Hymenocarpus* ont de vraies stipules surmontées d'une émergence tanifère sur les feuilles inférieures et les émergences persistent seules sur les autres.

L'ontogénie de la Vulnéraire me paraît résumer toute l'évolution des stipules des Lotées. Les feuilles radicales parvenues à la plénitude du développement du type ont de vraies stipules, dont le sommet subit une sorte de dégénérescence, qui en fait un organe sécréteur : c'est la disposition permanente des *Scorpiurus* et *Bonaveria*. Plus haut, les folioles inférieures s'associent aux stipules ; dans l'organe complexe, la division du travail accentue

atrophie qui va faire des stipules un simple magasin de tanin, tandis que la foliole précoce, usurpant la place et les connexions des stipules, tend à en revêtir les propriétés morphologiques : ainsi se réalise le type des *Lotus*. La lame verte stipuliforme n'y est pas une stipule ordinaire, mais une *préfoliole* ayant acquis, à un stade récent de la phylogénie, les caractères des stipules. L'intégration des caractères stipulaires est d'ailleurs plus ou moins complète. Dans les genres où les pièces inférieures gardent les mêmes connexions que les folioles ordinaires, comme chez le *Dorycnium suffruticosum*, le *Lotus sessilifolius*, elles diffèrent à peine de celles-ci. Chez les *Lotus* ordinaires, elles sont beaucoup plus distinctes des folioles, parce que l'influence de la tige retentit sur leur symétrie autant que celle du rachis. La différence est poussée très loin chez le *Lotus tetraphyllus* (fig. 223), car la préfoliole (s^2) y est étroitement lancéolée, tandis que les autres limbes sont tronqués au sommet élargi, de façon à représenter un triangle presque équilatéral. Chez les *Tetragonolobus* (fig. 251, 252), les préfolioles ressemblent d'autant plus à des stipules, qu'elles se distinguent des folioles supérieures par une épaisseur moindre et par une structure un peu différente. Mais ce sont là des *stipules secondaires*, qu'il ne faut pas confondre avec les stipules primordiales. Les émergences tanifères (*e*) sont les derniers vestiges de celles-ci.

Il est un fait à relever dans l'ontogénie de la Vulnéraire : les stipules vraies n'apparaissent pas sur les toutes premières feuilles. On pourrait arguer de cette remarque qu'elles représentent un organe cénogénique. Mais les marges de la gaîne renferment, au-dessous des émergences tanifères, des faisceaux, vestige incontestable d'une nervation stipulaire. Il en résulte que la réduction des stipules aux émergences était à peine réalisée au stade phylogénique où apparaissent les *Anthyllis*. Une simple exagération de vigueur, qui se montre bientôt dans les feuilles radicales, suffit pour raviver le caractère mal éteint de la formation d'un limbe stipulaire. L'apparition des stipules vraies est donc ici un phénomène d'atavisme. Il n'en va pas de même des stipules préfoliolaires, dont la cénogénie phylétique se traduit constamment, dans l'ontogénie, par une apparition tardive, sauf dans les types les plus

évolués, comme les *Tetragonolobus ;* chez ces derniers, l'accélération du développement supprime le stade des feuilles primordiales.

Une autre et importante différence se manifeste, dans l'ontogénie, entre les stipules primordiales et les stipules secondaires. Celles-ci manquent constamment aux bractées. Or les bractées se distinguent par une réduction des perfectionnements apportés aux organes de l'assimilation ; ce défaut est donc une simple cessation de sélection. Les stipules primordiales au contraire s'exagèrent au voisinage de la fleur et l'on connaît bien des plantes où la bractée tout entière a une structure stipulaire. Les émergences tanifères des Lotées-Coronillées persistent aussi dans les bractées foliacées. De plus, dans beaucoup de bractéoles, elles représentent le membre à elles seules, en y conservant, soit leur aspect vulgaire, soit leur forme aberrante, par exemple chez l'*Ornithopus ebracteatus*.

Les émergences tanifères sont donc les dernières traces des stipules palingéniques ou primordiales. D'une telle réduction à une disparition totale, il n'y a qu'un pas, et ce pas a été franchi dans le genre *Anthyllis* lui-même. Pourtant on est frappé de la résistance offerte en général par ce caractère dans la tribu des Lotées et dans les Coronillées. Il s'altère ou s'efface seulement dans les genres extrêmes.

De plus, il est limité à ces deux groupes, qui pourraient être confondus en un seul, bien que le choix du fruit pour définir les tribus des Lotées et des Hédysarées ait entraîné les classificateurs à éloigner les Coronillées des Lotées, malgré d'étroites affinités qui n'ont pas échappé à Bentham et Hooker.

Le *Dalea alopecuroides* n'est ni une Lotée, ni une Coronillée ; mais c'est un type collectif, présentant à la fois des caractères de Galégées et d'Hédysarées, ne rentrant volontiers dans aucun cadre de la classification et représentant, avec les autres genres du groupe des Psoraléées, un stade phylogénique antérieur à l'individualisation complète des tribus des Lotées, Galégées et Hédysarées. D'ailleurs les émergences tanifères n'y sont indiquées que d'une façon très imparfaite.

Si nous suivons l'évolution des stipules à travers les Lotées-Co-

ronillées, nous trouvons des stipules palingéniques normales chez les *Coronilla, Hippocrepis, Podostemma hosackioides*. La série commencée par ces genres se continue par les autres Hédysarées.

Les stipules du *Bonaveria* sont presque identiques à celles du *Coronilla varia;* mais leur sommet devient tanifère. L'émergence terminale devient plus distincte chez les *Scorpiurus,* tandis que, chez l'*Ornithopus ebracteatus,* intermédiaire entre les *Coronilla* et les *Ornithopus,* la portion fondamentale de la stipule s'atrophie et la portion sécrétrice devient prédominante. Celle-ci persiste seule chez les *Ornithopus* typiques, pour s'amoindrir dans le genre *Ludovicia* et disparaître chez les *Hammatolobium.*

Le genre *Hosackia* évolue d'une façon analogue et l'on y trouve le passage de la stipule des Coronilles, à peine altérée sur la marge par le développement du tanin, chez l'*Hosackia crassifolia,* à la stipule des *Ornithopus,* réduite à l'émergence tanifère, chez les *Hosackia glabra* et *argophylla.*

Le genre *Hymenocarpus* appartient, dans la série, au niveau où la stipule, récemment privée de ses propriétés assimilatrices au profit du rôle sécréteur, les récupère aisément par atavisme. Les *Helminthocarpum* font suite aux *Hymenocarpus* et plusieurs *Anthyllis* s'y rattachent encore plus directement. Mais parmi les *Anthyllis,* l'évolution hyperpalingénique de la stipule se poursuit au delà de cette simple réduction, et, chez certaines espèces du genre, où l'adaptation nouvelle au rôle sécréteur n'est pas venue enrayer le déclin de la stipule, l'émergence elle-même disparaît. La stipule ne laisse plus de trace à l'extérieur chez les *Anthyllis Barba-Jovis, Henoniana, podocephala, montana.* L'*Anthyllis Chilensis,* également privé d'excroissances stipulaires, se comporte comme le genre *Cytisopsis,* dont il est l'ancêtre immédiat. Chez l'*Anthyllis Hermanniæ,* la dégénérescence tanique du sommet des folioles s'accompagne de la réduction des stipules, même au point de vue sécréteur.

Pour les Lotées franchement caractérisées, la réduction des stipules primordiales aux émergences taniques devient un caractère palingénique, et le rappel de l'organisation des stipules assimilatrices s'y effectue par l'affectation cénogénique des préfolioles au

rôle stipulaire. L'évolution des stipules secondaires de ce phylum a son point de départ chez les *Dorycnopsis* et *Physanthyllis*, détachés de la souche au niveau du genre *Anthyllis*. Elle y est encore imparfaite, puisque la préfoliole y est unilatérale. Elle se continue par les *Dorycnium* pour se perfectionner chez les *Bonjeanea* et *Lotus* et atteindre son summum dans le genre *Tetragonolobus*.

Si la morphologie comparée ne nous avait fait suivre pas à pas l'évolution des stipules secondaires, nous ne pourrions guère distinguer les préfolioles des *Tetragonolobus* des véritables stipules, et l'émergence tanifère insérée près de leur base semblerait dépourvue de toute signification morphologique. Comme des vestiges aussi humbles s'effacent aisément, comme leur conservation dans cette série n'est même que la conséquence d'une adaptation spéciale et exceptionnelle, nous pouvons nous demander si, dans d'autres familles, les organes considérés comme stipules sont tous homologues? Il est bien probable au contraire qu'on a souvent confondu de vraies folioles avec des stipules primordiales. Dans bien des cas, la valeur réelle de ces appendices ne sera établie que par de longues recherches phylogéniques. Je puis dès maintenant citer un exemple très analogue aux Lotées.

Les stipules sont plus répandues dans la famille des Berbéridacées qu'on ne l'admet généralement. Les *Epimedium, Mahonia* possèdent ces organes bien caractérisés, quoique de petite taille. Il n'est pas de genre où leur existence ait été plus controversée que le genre *Berberis*. C'est aujourd'hui une opinion presque classique que les épines latérales des triples piquants du *Berberis vulgaris* sont des stipules, puisque M. Van Tieghem[1] compte l'Épine-Vinette au nombre des espèces chez lesquelles « ce sont les stipules qui se développent en épines, à droite et à gauche du limbe ».

Cette opinion avait été formellement contestée par M. Delbrouck[2] d'après l'organogénie ; car le triple piquant dérive d'un

1. Van Tieghem, *loc. cit.* (2e édit., p. 314.)

2. Conrad Delbrouck, *Die Pflanzen-Stacheln.* (J. Hanstein, *Botan. Abhandlungen aus dem Gebiet der Morphologie und Physiologie.* Band II. Bonn, 1875.)

mamelon simple qui se trifurque tardivement. M. Lothelier[1] base sur l'anatomie une conclusion semblable à celle de M. Delbrouck: « Les faisceaux qui vont dans les piquants latéraux ne sont pas, dit-il, des ramifications des faisceaux qui se rendent au piquant médian; ils naissent directement et isolément du cylindre central de la tige. » M. Delbrouck avait dit, au contraire : « Le faisceau sort simple de la tige dans le piquant. Au point où le piquant se ramifie, nous voyons aussi le faisceau se trifurquer. » Malgré cette flagrante contradiction, les deux auteurs avaient partiellement raison. La description de M. Lothelier s'applique à la plupart des épines du *Berberis vulgaris*. Chez les *B. aristata* et *empetrifolia*, il y a bien trifurcation d'un faisceau simple. Mais pourquoi s'adresser à des procédés compliqués et infidèles, quand il suffit de regarder la plante vivante, pour voir à la base de l'aiguillon les vraies « stipules pétiolaires, géminées, minimes, caduques » signalées par Lemaout et Decaisne[2] à la base des feuilles qui suivent les cotylédons? Ces stipules se conservent sans s'endurcir ni s'allonger en épine, quoi qu'en disent ces auteurs, mais au contraire avec une taille encore plus réduite, à la base d'un grand nombre des piquants simples ou pluricuspidés des rameaux allongés. Je les ai constatées en effet au-dessous des piquants chez les *Berberis vulgaris, Cretica, Ætnensis, tinctoria, emarginata, aristata, cratægina, Sinensis, Nepalensis, ilicifolia, glaucescens, Asiatica, acutifolia, trifoliata,* en un mot chez toutes les espèces où je les ai cherchées. Si réduites que soient ces écailles, elles prennent pourtant, chez le *Berberis aristata,* une nervure à la base de la branche latérale du faisceau trifurqué destiné au piquant.

Et maintenant toutes les opinions se concilient : les *Berberis* ont des stipules primordiales en voie d'extinction. L'organe hyperpalingénique atteint son plus grand développement dans les feuilles primordiales; il laisse des vestiges à la base des feuilles des rameaux longs; mais il manque aux feuilles fasciculées issues des rameaux contractés, qui représentent une portion récemment

1. Lothelier, *Observations sur les piquants de quelques plantes,* (*Bulletin de la Société botanique de France,* t. XXXV, p. 313. 1888.)

2. Lemaout et Decaisne, *Traité général de Botanique* (p. 19 et 375).

modifiée de l'appareil végétatif. Alors une découpure précoce de la feuille épineuse (ce n'est même pas une foliole comme chez les *Lotus*) vient usurper la place de la stipule qui s'éteint. Voilà pourquoi M. Van Tieghem a dit vrai, en en faisant une stipule, à la condition d'ajouter cette restriction, que c'est une stipule secondaire, à son degré inférieur d'individualisation.

A part cette exception, qui en est à peine une et celles du même ordre qu'on pourra découvrir, les stipules sont toujours primordiales dans les genres à feuilles simples. On ne peut avoir aucun doute sur leur nature, quand on envisage leur constance et l'uniformité de leurs caractères chez toutes les Dicotylédones primitives comme les Amentinées, Salicinées, Urticinées. La morphologie comparée ne permet pas de considérer les feuilles stipulées de ces groupes initiaux comme des feuilles composées. Si l'on considère que l'apparition des stipules escortant la feuille coïncide avec l'apparition d'une trace foliaire tridesmique qui n'existait, pas plus que les stipules, chez les Gymnospermes, on est amené à considérer les feuilles stipulées comme des *gamophyllomes* dans lesquels le membre médian, centralisant les matériaux de perfectionnement élaborés par l'association, réduit les phyllomes latéraux à de simples rudiments. Ceux-ci, d'abord foliacés, comme chez beaucoup de Saules, sont peu à peu relégués au second plan. S'ils conservent longtemps une certaine individualité, c'est qu'ils sont adaptés à une fonction accessoire : soit à la protection du rudiment foliaire, soit à l'excrétion. Les stipules en effet sont très souvent caduques et, comme toute feuille détachée périodiquement, elles débarrassent la plante d'une certaine quantité de déchets.

Aussi les stipules sont-elles riches en cristaux et en glandes. Parfois elles ne persistent que pour servir de magasin pour les produits d'excrétion comme le tanin : cela est particulièrement net chez les Lotées[1].

1. Depuis que ce Mémoire est rédigé, la paléontologie est venue apporter de nouvelles preuves en faveur de la signification atavique des stipules. Les Dicotylées de Cercal, si bien étudiées par M. de Saporta, notamment les *Protorrhipis*, qui paraissent être les précurseurs de la classe, offrent, dans les feuilles végétatives, les caractères qui, actuellement, ont disparu des portions plus différenciées en vue de l'assimilation, pour se maintenir uniquement dans les stipules.

Je ne veux pas m'étendre sur les preuves de cette valeur morphologique des stipules primordiales. Ce que je viens de dire est la conclusion de recherches étendues que je poursuis depuis des années et dont j'ai déjà indiqué quelques résultats[1]. Leur exposé fera l'objet d'un Mémoire spécial.

Dans les groupes élevés du règne végétal et notamment dans les séries riches en feuilles composées, la valeur morphologique des stipules doit être soumise à une critique sévère. Chez les Rubiacées par exemple, les feuilles des *Stellatæ* ressemblent singulièrement à celles des *Dorycnium.* L'analogie est frappante, si l'on regarde les premières feuilles opposées d'un *Dorycnium suffruticosum.* En outre, leur nervation présente une anomalie qui les écarte de toutes les feuilles stipulées connues, puisque les appendices stipuliformes ne reçoivent, comme les parties du limbe, que des rameaux du faisceau unique. Il devient dès lors très vraisemblable qu'on a sous les yeux une simple découpure du limbe, d'autant plus que le nombre des pièces est variable et qu'il n'y a pas plus de raison pour rattacher les folioles intermédiaires aux folioles extrêmes considérées comme stipules, qu'à la médiane évidemment limbaire. C'est précisément la meilleure objection que M. Lothelier faisait à la nature stipulaire des épines de *Berberis.* La morphologie comparée semble résoudre la question en nous montrant le type stipulaire aussi apparent que possible dans les autres tribus des Rubiacées. Mais si nous considérons, d'une part, que les stipules des Cinchonées n'ont pas de nervation plus indépendante que les pièces externes des Rubiées, d'autre part que la fleur des Cinchonées et des Cofféées est plus évoluée que celle des Rubiées, qu'enfin les Ombellifères, si voisines des ancêtres des Rubiacées, ont les feuilles encore plus complexes que les *Stellatæ,* mais dépourvues de stipules authentiques, il devient plausible que les Cinchonées offrent une intégration du type stipulaire dans les préfolioles, absolument comme les *Tetragonolobus.*

Cet exemple, tout en éclairant la question des stipules des Lo-

1. VUILLEMIN, *Les Unités morphologiques, loc. cit.,* 1886. — *A propos d'une communication de* M. COLOMB. (*Bulletin de la Soc. botan. de France,* t. XXXIV, p. 141. 1887.)

tées, montre combien la distinction fondamentale entre les stipules primordiales ou *stipules-phyllomes* et les stipules secondaires ou *stipules-folioles* et *stipules-découpures* peut devenir féconde pour indiquer la véritable valeur taxinomique des stipules. C'est faute d'y avoir songé, que les auteurs qui ont cherché à définir les stipules ne sont arrivés qu'à des résultats vagues ou contradictoires.

De cette étude de morphologie comparée on peut conclure que, chez les Lotées, l'évolution des stipules est parvenue à son déclin : *ces organes se réduisent à mesure qu'on s'élève dans la série*. En revanche, le rameau des *Lotus* se caractérise par l'épanouissement rapide des stipules foliolaires.

La réduction des stipules commençait déjà, sans compensation, parmi les Génistées. Elle est beaucoup moins régulière chez les Hédysarées, chez qui, çà et là, les stipules prennent un développement exagéré. Les Hédysarées se sont détachées des Coronillées stipulées, tandis que les Lotées, proches parentes des *Ornithopus*, semblent être restées sans postérité.

Les stipules des Galégées n'ont rien de caractéristique. Les *Galega* se distinguent par des stipules semi-sagittées, rappelant les Viciées, aussi bien que par leurs grappes en partie terminales.

Les stipules ont une grande fixité chez les Trifoliées, où elles sont constamment concrescentes au rachis. Ce caractère n'était indiqué, parmi les Génistées, que chez les Lupins. Le genre *Lupinus* présente, au reste, la structure foliaire des Génistées ; s'il se trouve sur la voie qui conduit aux Trifoliées, il en est un ancêtre bien éloigné. Les *Lotononis* se comportent comme les Génistées, non comme les *Ononis*. La seule Trifoliée exceptionnelle à cet égard, le *Parochetus communis,* qui a les stipules sublibres, diffère totalement des Trifoliées par son appareil sécréteur. Les feuilles y sont à peine dentées. Le *Parochetus* représente tout au plus un genre limite de la tribu. Les caractères des stipules sont donc palingéniques chez les Trifoliées et opposent cette tribu aux Lotées, non moins nettement que le contour des folioles. Ils ne sont guère moins fixes chez les Viciées.

Les stipelles font défaut aux Génistées, Lotées, Coronillées, Tri-

foliées, Viciées. Presque constantes chez les Phaséolées et les Hédysarées de la section des Desmodiées, sauf les genres *Hallia* et *Lespedeza,* elles manquent aux autres Hédysarées. Les Galégées présentent les plus grandes variations à cet égard. Bentham et Hooker les mentionnent dans 16 genres. C'est donc une tribu très recommandable pour l'étude de l'évolution des stipelles. De son examen se dégagera sans doute une définition rationnelle des stipelles, qui manque jusqu'à présent. Mais les Galégées ne se rattachant que d'une façon accessoire au cadre de ce travail, je renonce à aborder ce sujet. Notons seulement la fréquence des stipelles dans la sous-tribu des Psoraléées, puisqu'elles sont signalées chez les *Marina, Eysenhardtia, Amorpha, Dalea.* Cette série a des liens étroits avec les Hédysarées ; il est toutefois curieux que les deux genres qui forment le trait d'union le plus étroit entre les deux tribus : les *Psoralea* et les *Hallia,* soient précisément exceptionnels dans leur groupe respectif par l'absence des stipelles.

ACCIDENTS DE SURFACE.

A la morphologie externe appartiennent encore des accidents de surface, tels que les émergences, la pubescence, le relief des cellules épidermiques. Ces formations, grâce à leur transparence, sont directement appréciables au dehors. Pourtant nous ne pouvons bien les observer qu'en ayant recours à la délamination de l'épiderme ou des assises profondes qui entrent dans la constitution des émergences, pour les porter sous le microscope. D'autre part, les coupes de l'épiderme sont nécessaires pour nous donner une idée exacte de leurs propriétés cytologiques essentielles. Cette étude appartient donc à l'histologie autant qu'à la topographie superficielle.

Les stomates se rattachent aussi aux accidents de surface; mais ils ont des rapports plus étroits avec la structure intime et nous leur consacrerons un chapitre spécial.

I. — Émergences glanduleuses localisées.

M. Trécul[1] indique, chez le *Galega officinalis,* près de l'insertion des folioles, « un bourrelet horizontal revêtu de poils courts, paraissant ordinairement composés de deux rangs de cellules disposées par étages. De tels poils composés, quelquefois renflés en massue, ayant jusqu'à cinq rangées d'utricules visibles dans le diamètre de leur partie la plus épaisse, se trouvent dans l'aisselle des feuilles. » On trouve tous les passages entre ces deux dispositions extrêmes : la première n'est qu'une réduction de la seconde. Ces saillies n'ont ni la taille, ni la composition définies des poils proprement dits. Les renflements axillaires de la feuille sont des émergences revêtues d'épiderme, ceux de l'aisselle des folioles sont des émergences réduites aux épidermes. Certaines espèces renferment l'une ou l'autre de ces deux formes, parfois des variétés plus simples ou plus compliquées. Les émergences localisées aux nœuds foliaires ou foliolaires se retrouvent aussi sur les stipules et les stipelles. Parfois elles y représentent une simple extension des massifs de la base des stipules à toute la face ventrale de ces languettes (*Glycyrrhiza, Robinia*). Souvent aussi les massifs apparaissent seulement sous des saillies naturelles, par exemple à la base des poils de la marge chez les *Astragalus* (fig. 28, *gl.*), *Colutea, Indigofera.* Le plus souvent ils n'existent que sur le bord tourné vers le pétiole et au sommet de la stipule. Chez l'*Ononis fruticosa,* les émergences sont logées, non pas à l'aisselle des stipules, mais au fond des sinus formés par la stipule avec le rachis ou par les lobes des stipules ; elles se retrouvent aux nœuds foliolaires.

Toutes les stipelles du *Robinia Pseudacacia* sont terminées par une masse glanduleuse fongiforme. Cette émergence est unique sur les petites stipelles des feuilles primordiales. Mais, dans les feuilles composées, il y a en outre des glandes analogues vers la base des stipelles, sans compter celles qui s'insèrent directe-

1. Trécul, *Recherches sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens.* (*Annales des sciences nat.,* 6e série, t. XII. 1882.)

ment sur le rachis à leur aisselle. Quand les stipelles supérieures sont très petites, les glandes sont relativement plus puissantes, parfois au point que la stipelle est réduite à une masse glandulaire ramifiée.

Les émergences localisées aux nœuds foliaires et foliolaires et aux stipules sont répandues dans la famille des Papilionacées. Leur répartition correspond sensiblement avec les affinités des plantes. Elles manquent aux Génistées examinées. Je n'en ai pas rencontré non plus chez les *Anthyllis*, ni chez aucune autre Lotée, ni chez les Coronillées.

Elles sont répandues parmi les Trifoliées. Elles opposent les *Ononis* (*O. rotundifolia, Natrix, fruticosa*, etc.) aux Génistées, en particulier aux *Lotononis*. Toutefois, elles manquent à plusieurs *Ononis* (*O. altissima, alopecuroides*, etc.). Elles existent chez les *Trifolium pratense, rubens, medium, Lupinaster, alpinum, arvense*, etc. Je ne les ai pas observées chez les *Trifolium elegans, repens*. Mais ces résultats négatifs n'ont qu'une valeur secondaire, car certains exemplaires de *Trifolium pratense* sont aussi privés d'émergences.

Les *Trifolium* de la section *Chronosemium* (*Tr. agrarium, badium, subterraneum, chrysanthum*) possèdent, en place des émergences et localisés comme elles, des poils (fig. 45) unisériés, à manche pluricellulaire, terminés par un long sac un peu renflé, généralement muni d'une à trois cloisons transversales à contenu riche en tanin. Les émergences massives sont également tanifères chez les *Trifolium pratense* et *medium*. Les mêmes poils tanifères à manche articulé se retrouvent à la pointe des dents du limbe de plusieurs *Chronosemium*.

Ce caractère est en pleine évolution parmi les Trèfles, où nous voyons, selon les espèces, les émergences absentes, présentes, inconstantes ou remplacées par des poils unisériés. Les émergences pédiculisées des stipules et des nœuds foliolaires, chez le *Trifolium arvense*, rappellent beaucoup les véritables poils glanduleux des autres Trèfles. La forme particulière de la section *Chronosemium* acquiert seule de la fixité dans une série naturelle.

Chez les *Melilotus officinalis, albus*, divers *Medicago, Trigo-*

nella, les émergences glanduleuses font défaut ; mais les poils glanduleux, qui existent sur toute la feuille, prennent à l'aisselle des stipules une disposition en arc. Chez le *Medicago radiata*, ces poils sont plus gros que ceux du limbe et ont la tête plus souvent munie d'une cloison longitudinale.

Parmi les Galégées, les émergences localisées existent chez les *Astragalus* (fig. 28), y compris les *A. tumidus* et *tragacanthoides,* dont on avait fait à tort des *Anthyllis* et l'*Astragalus lotoides,* mais non le *Podostemma hosackioides*. Ces deux dernières espèces avaient été réunies à tort dans une section commune (*Podolotus*) du genre *Astragalus*. Les émergences des *Astragalus* sont disposées en arc à la base des stipules comme les poils glanduleux des *Medicago* et *Melilotus*. Elles existent également chez les *Biserrula, Colutea* (fig. 13-15), *Caragana, Halimodendron, Sutherlandia, Galega, Robinia, Glycyrrhiza* (fig. 18-21), *Indigofera*.

Chez les *Amorpha glabra, fruticosa,* des massifs exserts, plus ou moins pédiculisés à la base, naissent au voisinage des stipelles. Ils sont entièrement formés par une glande épidermique d'un type très répandu sur toute la feuille, mais généralement incluse.

Quelques Hédysarées, à l'exclusion des Coronillées, possèdent des émergences localisées. Tels sont les *Zornia, Myriadenus, Ebenus*.

La forme des émergences multicellulaires varie avec le développement même de l'organe. Ces différences s'observent sur une seule feuille. Chez le *Colutea arborescens* par exemple, les plus petites émergences se montrent comme un léger soulèvement de la surface : leur plus grand diamètre est à l'insertion ; les moyennes passent à la forme cylindrique (fig. 13-15) ; les plus volumineuses s'étranglent à la base et deviennent des massues ou des boules. Chez le *Caragana arborescens,* les gros massifs glanduleux, développés dans l'aisselle de la feuille, deviennent concrescents et forment, surtout entre les stipules, des languettes charnues digitiformes (fig. 16). Sous l'épiderme de ces excroissances, quelques cellules allongées renferment un produit de sécrétion se colorant par la fuchsine. Chez le *Glycyrrhiza echinata*, une

languette étroite, longue de plusieurs millimètres, dépourvue de faisceaux, se dresse au milieu de la face ventrale des nœuds foliolaires ; elle est chargée de poils mécaniques et surtout de nombreuses émergences glandulaires.

Au lieu de se compliquer ainsi, le type moyen des émergences se modifie souvent par réduction. Quand les cellules sont peu nombreuses, elles tendent à se disposer en séries et à prendre l'aspect de poils. La disposition indiquée par M. Trécul aux nœuds foliolaires du *Galega* marque un premier stade de cette progression ; on en trouve, aux nœuds mêmes, un degré plus avancé. Certaines émergences sont portées par une file de 2-3 cellules simples à laquelle succèdent 4-6 étages une ou deux fois divisés par des cloisons longitudinales. La fonction sécrétrice se localise dans cette région supérieure et le produit élaboré, soulevant en masse la cuticule, la transforme en une sorte de sac, qui enveloppe les étages cloisonnés en long ; mais le décollement ne s'étend pas au pied unisérié.

Chez les *Zornia, Myriadenus,* les massifs très allongés passent fréquemment aussi à des poils glanduleux (fig. 17), portés par un manche unisérié et présentant, dans la partie supérieure, des cloisons minces irrégulièrement orientées. Nous avons vu le dernier terme de cette progression chez les *Chronosemium.*

La transformation, chez le *Robinia,* ne s'accompagne pas de l'allongement de la glande elle-même, mais seulement de la formation d'un manche à sa base. Sur la face ventrale des stipules, à côté des émergences normales, on en trouve qui n'ont que deux rangs de cellules et d'autres enfin qui débutent par une file de 3-5 cellules, surmontée d'une tête arrondie, ne comptant pas plus de 8-12 cellules.

Les *Glycyrrhiza* offrent des formes de passage entre les émergences et les poils glanduleux, sur la face ventrale des stipules. L'émergence y est divisée en deux régions : une base, à parois cellulaires fermes, épaisses, longitudinales et transversales, une tête plus large à membranes minces et n'obéissant à aucune règle d'orientation. Dans les plus gros massifs (fig. 18), le manche est 2-3 fois plus long que la tête et formé d'étages comprenant chacun jusqu'à 8-10 cellules juxtaposées. Dans les moyens (fig. 19),

le manche se raccourcit; dans les plus petits (fig. 20, 21), il ne comprend plus que deux étages, chacun bicellulaire et la tête est multicellulaire. Une telle émergence diffère seulement du poil glanduleux discoïde des *Glycyrrhiza* (fig. 23-27) par l'allongement de la tête, qui est jusqu'à six fois plus haute que le manche, par l'entassement des cellules en massif, par le décollement de la cuticule enveloppant d'un sac les côtés de la glande, au lieu de se soulever seulement au sommet en couvercle (*c*).

II. — Massifs glanduleux disséminés.

Plusieurs Papilionacées possèdent des massifs glanduleux élaborés aux dépens de l'épiderme et disséminés sur toute la feuille, au lieu de se localiser spécialement aux nœuds. Elles appartiennent à trois des sous-tribus admises par Bentham et Hooker parmi les Hédysarées : les Æschynoménées, les Adesmiées et les Stylosanthées, auxquelles il faut joindre les *Hallia*, classés parmi les Desmodiées, mais exceptionnels dans cette sous-tribu par l'absence de stipelles, et les Psoraléées qui, malgré leur fleur rappelant un type dégradé de Galégées, ont les plus étroites affinités structurales avec les *Hallia* et les sous-tribus précitées des Hédysarées.

Généralement inclus ou même légèrement enfouis au-dessous de la surface générale, ces nodules deviennent exserts chez quelques espèces et contribuent alors à accidenter la surface. Leur présence renseigne donc immédiatement sur les affinités des plantes. Mais ce caractère superficiel tire toute sa valeur de la structure profonde dont il est un indice et il faut rattacher aux espèces à surface mamelonnée celles dont l'épiderme renferme des massifs glanduleux immergés.

Les saillies de cette nature existent chez plusieurs *Psoralea*, où elles ont une forme de dôme ou de calotte sphérique. Chez le *Ps. verrucosa*, deux ou trois glandes sont quelquefois soulevées dans une émergence corticale commune, qui est toute bosselée. Les nodules des *Amorpha* sortent seulement aux nœuds. Leurs homologues n'en sont pas moins disséminés dans toute la feuille, bien qu'ils n'y fassent qu'une saillie peu appréciable.

Les massifs glanduleux deviennent complètement libres chez

l'*Adesmia balsamica* (fig. 31, 32). Ils ont alors la forme d'une sphère rattachée à la surface par un pédicule étroit, ayant un petit nombre d'initiales épidermiques (parfois 2). Mais la glande se complique par l'adjonction d'un appendice piliforme dû à l'allongement en cône d'une cellule superficielle située au pôle apical ou un peu de côté. Ce massif fait pourtant une faible saillie au-dessus du niveau général de l'épiderme, parce qu'il s'insère au fond d'une dépression en cuvette de la surface.

Toute la feuille de l'*Adesmia Loudonia* est parsemée d'excroissances de même type (fig. 29, 30), mélangées à d'innombrables poils flagellifères. La portion glandulaire y est beaucoup moins développée que chez l'*Adesmia balsamica*. La sphère sessile est réduite à une dizaine de cellules, surtout sur les stipules ; mais le poil terminal est relativement fort : rarement il est unicellulaire ; le plus souvent il comprend 3 ou 4 cellules formant une colonne un peu plus étroite que la boule initiale. L'ensemble a sensiblement les contours d'une jeune archégone de Mousse et, sans attacher, bien entendu, la moindre signification à ce rapprochement, nous pourrons, pour faciliter la description, appeler *ventre* et *col* les deux portions de l'émergence.

Chez l'*Adesmia muricata,* l'émergence est fixée à l'épiderme par une plus large base (fig. 33). Le ventre, à peine renflé au niveau où le nodule glanduleux atteint son plus grand diamètre, s'atténue insensiblement pour passer dans le col. Dans plusieurs émergences, le renflement s'efface, aussi bien que les limites de la glande, et l'on n'a plus qu'un massif de cellules terminé par un long poil, muni d'une ou deux cloisons transversales ou même unicellulaire. Les parois du poil sont rigides, assez épaisses, mais dépourvues de couches distinctes ; au sommet seulement la membrane s'amincit brusquement et se termine par une calotte très fragile qui manque à beaucoup d'exemplaires secs, mais qui s'y montre aussi sous forme d'une boule terminale très délicate.

La même disposition générale du ventre et du col et les mêmes variantes se retrouvent chez les *Stylosanthes*, *Sœmmeringia* (fig. 34), etc. Le ventre est encore conique chez l'*Æschynomene viscosa ;* mais il s'arrondit et se rétrécit fortement à la base, surtout sur le rachis.

Chez toutes les espèces mentionnées à partir de l'*Adesmia muricata*, on rencontre des saillies tellement atténuées dans la région du ventre, que la forme générale est celle d'un poil terminé par une petite tête glanduleuse et que la base contient seulement 2 ou 3 rangs ou même un seul rang de cellules. La glande surmontée d'un poil stérile chez l'*Adesmia balsamica* passe donc insensiblement à un simple poil glanduleux au sommet; car la boule terminale est un réservoir de produits sécrétés, autant qu'on peut en juger par les échantillons d'herbier.

Chez le *Smithia sensitiva* (fig. 35-38), la portion terminale se complique, car les cellules allongées, qui sont groupées en faisceau dans le col, se dégagent au sommet et chacune d'elles se termine par une ampoule simple ou bifurquée. Le col devient donc un poil glanduleux compliqué, tandis que le ventre, renflé et muni d'un massif sécréteur distinct dans les exemplaires moyens, se rétrécit et devient un simple soubassement du col dans ceux où l'appareil terminal est très développé.

III. — Poils glanduleux.

Les poils glanduleux ne sont pas constants dans la famille. Leur présence est devenue palingénique seulement pour quelques tribus. Je n'en ai point observé chez les Génistées, qui manquent aussi d'émergences nodales ou de saillies disséminées, ni chez les Lotées, ni chez les Coronillées.

Ils font défaut chez un certain nombre de Galégées qui, toutefois, se distinguent des Génistées par les émergences glanduleuses localisées. Telles sont les *Astragalus, Biserrula, Caragana, Halimodendron, Sutherlandia, Galega, Robinia*. Ils manquent aux Hédysarées munies de massifs glanduleux épidermiques, telles que *Zornia, Myriadenus, Amicia, Adesmia, Stylosanthes, Smithia, Æschynomene, Sœmmeringia,* auxquelles il faut joindre les *Amorpha, Dalea;* tandis qu'ils abondent chez les Hédysarées où ces massifs font défaut : *Hedysarum, Alagi, Desmodium*.

Les poils glanduleux coexistent pourtant avec les nodules épidermiques inclus, chez les *Psoralea* (fig. 49) et la plupart des

Hallia. Le *Hallia alata* est la seule espèce où je n'en ai pas vu. Ces deux genres, sur ce point encore, se soustraient à la règle.

La forme habituelle des poils glanduleux consiste en une tête ovoïde, formée de 2 ou 3 étages unicellulaires et subdivisés par une, rarement par deux cloisons. L'étage inférieur est le plus souvent indivis. Fréquemment la cuticule se décolle autour des cellules de la tête. Chez le *Phaseolus vulgaris* (fig. 48), le produit de sécrétion sous-cuticulaire fixe vivement la fuchsine. La tête est portée par un manche continu ou plus rarement bicellulaire, reposant lui-même sur un pied intercalé aux cellules épidermiques. Comme la glande n'atteint jamais la puissance du flagellum des poils mécaniques, son support est d'une structure simple et le pied ne se distingue le plus souvent des cellules environnantes que par ses dimensions plus faibles. Il présente quelquefois une cloison transversale chez le *Trigonella cœrulea ;* mais on ne peut voir là qu'une rare anomalie. Chez le *Psoralea bituminosa* (fig. 49), le poil naît dans une légère dépression et le pied, très gros, s'enfonce jusqu'au niveau inférieur de l'exoderme.

Ce type de poils glanduleux est constant dans la tribu des Trifoliées. C'est un nouveau caractère distinctif à l'égard des Lotées. Je ne connais d'exception que dans les genres *Parochetus* et *Ononis*.

Les poils glanduleux du *Parochetus communis* (fig. 41) sont claviformes, allongés, plurisériés dès la base et renferment un contenu taniforme. De plus, ils sont, dans le limbe, localisés sur la marge et sur le dos des nervures. Ils existent aussi sur les pétioles et sur les dents du calice avec la même localisation que dans le limbe. Outre le type habituel, certains Trèfles, notamment le *Trifolium pratense,* possèdent des poils plurisériés à l'extrémité des nervures du limbe. Les poils du *Parochetus* se rapprochent de cette forme surnuméraire plutôt que du type normal. Cette exception confirme l'idée que nous nous sommes déjà faite de la place qu'il convient d'attribuer aux *Parochetus* parmi les précurseurs des Trifoliées et assez loin du niveau où les caractères de la tribu se sont fixés. On trouve des poils offrant la même localisation, la même forme et un cloisonnement plus irrégulier encore, mais intéressant rarement la cellule initiale, chez le *Te-*

phrosia Virginica. Or le genre *Tephrosia* est assez critique et, par l'intermédiaire des *Requienia* (*R. obcordata*), qui d'ailleurs n'ont aucun poil glanduleux, il n'est pas très éloigné du nœud des Galégées. Quoi qu'il en soit, l'absence de poils glanduleux ayant un type bien défini et une large répartition rapproche les *Parochetus* des Lotées et des Coronillées autant que des Trifoliées.

Pourtant on trouve quelques passages entre le type du *Parochetus* et la forme habituelle des Trifoliées, parmi les Trèfles de la section *Chronosemium*. Ainsi les poils glanduleux du *Trifolium subterraneum*, tout en ayant le pied et le manche respectivement unicellulaires comme ceux des espèces voisines, possèdent une tête allongée (fig. 47). Celle-ci devient même très longue sur les marges et atteint jusqu'à six étages dont les extrêmes restent unicellulaires, tandis que les autres prennent un nombre variable de cloisons.

Les *Ononis* ont des poils glanduleux très grands (fig. 51), reposant sur une large base et s'amincissant en un long cône pour se terminer par une petite tête sphérique pluricellulaire. La forme générale est celle des glandes saillantes des Stylosanthées, dont le ventre s'atténue en col muni d'une boursouflure terminale. Mais ici la tête est plus complexe et le support est composé d'une seule file de cellules. Le nombre des cellules du support varie ; il est généralement supérieur à 4. L'initiale enclavée parmi les cellules épidermiques s'enfonce plus ou moins au-dessous des éléments voisins ; elle offre toujours une portion exserte en tronc de cône se continuant avec les cellules libres. Il n'y a pas lieu d'établir de distinction entre un pied et un manche.

Le type commun de poils glanduleux des Trifoliées est aussi répandu parmi les Viciées. Le *Cicer arietinum* seul (fig. 50) présente les mêmes poils que les *Ononis*. Ce n'est pas d'ailleurs la seule ressemblance relevée entre les deux genres.

Les Phaséolées (*Phaseolus* [fig. 48], *Apios*, *Lablab*, *Erythrina*, *Soja*, *Clitoria*, etc.) ont la forme vulgaire ; chez quelques espèces, le nombre des étages s'y multiplie sans altérer, d'ailleurs, le type général. C'est encore le cas des Hédysarées mentionnées plus haut, ainsi que des *Psoralea* et *Hallia*. Les *Ebenus* sont

aberrants parmi les Hédysarées par l'absence de poils glanduleux et de glandes disséminées, comme par la présence d'émergences nodales.

Outre le type commun, le *Desmodium Canadense* possède, principalement sur les stipules, des poils articulés fort singuliers (fig. 39, 40). Le pied est faiblement exsert ; puis vient une cellule discoïde ou un peu évasée supérieurement, supportant une cellule arrondie à parois minces. Si tout se bornait là, on croirait avoir un poil glanduleux ordinaire à tête simple ; mais la cellule vésiculeuse se continue avec une file de 4-5 autres cellules à parois fermes. Sur la dernière cellule de la file repose une tête renflée à membrane délicate, identique à la dilatation terminale du col des *Stylosanthes*. Seulement la tête est isolée du support ferme par une cloison et une autre membrane découpe à sa base un petit segment discoïde. Cette forme bizarre, constante, avec les deux renflements, inférieur et terminal, dans tous les poils articulés, ne paraît pas renfermer en elle-même sa raison d'être. On y verra plutôt un vestige des émergences à double glande des Adesmiées et des sous-tribus voisines. Les variations constatées sur une même feuille ou d'une espèce à l'autre chez les *Stylosanthes*, etc., nous ont préparés à voir, dans ces poils exceptionnels, une forme extrême d'un appareil glanduleux qui a évolué activement au sein des Hédysarées et dont l'autre extrême se trouve à la base même de la sous-tribu des Desmodiées, dans le genre *Hallia*.

Le *Lotopsora villosa* offre une autre singularité. Outre les poils glanduleux ordinaires, qui l'éloignent des *Ononis* et des *Lotononis*, il présente de grosses glandes elliptiques un peu amincies en haut (fig. 42-44). Les cellules de la glande s'écartent pour circonscrire un réservoir central, comme celles des *Amicia* ; elles forment trois étages augmentant de hauteur à partir de l'insertion, de façon que l'étage supérieur est égal à la somme des deux autres. La plus grande largeur de la glande correspond à l'étage moyen ; cet élargissement est dû à la multiplication des cellules, qui atteignent, par exemple, le nombre 12 dans cet étage, tandis qu'il n'y en a que 7 ou 9 dans les plans extrêmes. Voilà pourquoi la moitié supérieure va en s'atténuant. La glande

s'insère sur un manche évasé, très aplati, unicellulaire, reposant lui-même sur un pied à demi saillant. Ces organes répondent au type ordinaire de poils glanduleux, puisqu'ils s'en distinguent seulement par le développement de la tête sécrétrice et il est presque évident qu'ils dérivent d'une même forme. Il n'en est que plus curieux de constater, chez le *Lotopsora villosa,* l'absence à peu près complète de formes de transition. Les deux sortes de poils glanduleux de cette plante ont donc acquis une véritable *spécificité* par suppression des intermédiaires. D'autre part, les glandes spéciales se rattachent à la série des glandes des Hédysarées, tandis que leur coexistence avec le type vulgaire marque la place du *Lotopsora villosa* au voisinage immédiat des *Hallia* et des *Psoralea.*

Les poils glanduleux sont rares parmi les Galégées et y revêtent des formes particulières. Ceux du *Wistaria Sinensis* ont les mêmes contours que ceux du *Parochetus;* ils sont unisériés ou bisériés. Les plus remarquables nous sont offerts par les diverses espèces du genre *Glycyrrhiza* (*Gl. glabra, echinata, fœtida,* etc.) [fig. 22-27].

Les poils de *Glycyrrhiza* sont uniformes; ils ont une grande analogie avec les grosses glandes du *Lotopsora villosa.* Pourtant ils présentent, à l'égard de celles-ci, une différence qui transforme entièrement leur physionomie. La tête, formée d'abord de 4 cellules contiguës, divise chacune de ses cellules, non pas transversalement, mais par une cloison péricline, en sorte qu'on a 8 cellules dans le même plan, au lieu de deux étages superposés. Une ou deux cloisons radiales nouvelles interviennent encore de très bonne heure; puis chaque segment subit des divisions irrégulièrement orientées, mais toutes longitudinales. La tête devient ainsi un disque comprenant de 40 à 80 cellules juxtaposées (fig. 25-27). Elle repose sur un manche formé d'un ou deux étages, dont le supérieur comprend de 4 à 10 cellules, tandis que l'inférieur, très étroit, se rattache à un pied bicellulaire, intercalé à l'épiderme et fixant la glande au fond d'une cuvette très évasée. Les cellules du pied ont la même hauteur que les cellules épidermiques ordinaires; elles sont demi-circulaires et ressemblent assez à un stomate avant l'écartement des lèvres. L'huile essentielle

s'accumule sous la cuticule épaisse (*c*) et la soulève en masse au-dessus du disque qui, d'abord biconvexe, finit par s'excaver en coupe, à la façon des poils glanduleux des Groseilliers et du Houblon.

IV. — Indications phylogéniques fournies par les émergences localisées, les saillies glanduleuses et les poils glanduleux.

Les divers organes glanduleux saillants, dont nous venons de faire mention, répondent à plusieurs catégories tranchées quant à la forme et quant à la localisation. Les propriétés de chaque catégorie sont des caractères précieux pour la classification. Toutes sont cénogéniques dans la famille. Les Papilionacées sont donc aptes à nous montrer les stades de l'évolution de ces excroissances et à indiquer comment telle forme s'est produite et fixée dans certaines tribus, tandis qu'elle fait défaut dans d'autres. Nous avons pour guide quelques dispositions aberrantes ou rudimentaires.

Plusieurs Génistées possèdent des glandes épidermiques unicellulaires, qui se retrouvent, coexistant avec les nodules glanduleux, chez plusieurs Stylosanthées, avec des poils glanduleux imparfaits et à répartition restreinte chez les *Tephrosia*. Étant données la situation inférieure des Génistées dans la série phylogénique et l'absence de tout autre organe sécréteur, je vois dans cet organe rudimentaire le point de départ des diverses glandes épidermiques.

Les émergences nodales sont aussi une formation très ancienne, puisqu'elles prennent une grande extension chez les Galégées inférieures, voisines des Génistées, telles que les Astragales, chez qui elles représentent tout l'appareil sécréteur. La localisation des émergences a sa raison d'être physiologique. Ces formations sont des glandes dans lesquelles un produit de sécrétion spécial est parfois facile à déceler (*Caragana*). Elles se maintiennent au niveau des angles, où la déviation des courants internes ralentit la circulation intracellulaire, d'autant plus volontiers que la situation abritée de ces régions est favorable à la résistance de saillies délicates de la surface.

On s'explique donc la localisation des premiers et informes représentants des organes sécréteurs saillants. Les émergences envahissent les stipules et gagnent des régions définies du limbe chez des types précurseurs comme les *Parochetus, Tephrosia,* en se réduisant de taille au fur et à mesure qu'elles se dispersent. Le poil glanduleux ordinaire se spécifie quand leur extension se généralise.

Chez le *Trifolium arvense,* le type du poil glanduleux est presque réalisé sur les stipules. Chez le *Tr. pratense* on trouve des transitions entre les glandes de l'extrémité des nervures et les poils disséminés. C'est encore de l'émergence localisée que naît l'espèce distincte de poils des *Glycyrrhiza;* l'histoire de cette évolution reste gravée sur les stipules, précieux vestiges du protophyllome.

Enfin les *Psoralea* et *Hallia,* types voisins de la souche commune des Galégées et des Desmodiées-Stylosanthées, possèdent simultanément les produits de cette double transformation. Leurs poils glanduleux et leurs nodules inclus dérivent du même point de départ; ils n'en sont peut-être pas bien éloignés; car la tête sécrétrice y est moins régulièrement cloisonnée que chez les Trifoliées. Mais les traces d'une commune origine sont bien plus évidentes, si l'on compare d'abord les deux sortes de poils du *Lotopsora villosa* qui franchit, lui aussi, les limites des tribus où on l'a successivement cantonné, pour venir à la rencontre des *Psoralea* et *Hallia* et constituer avec eux un petit groupe collectif, précurseur des tribus où la distinction et la fixation des espèces de poils ou de nodules glanduleux est un fait accompli.

V. — Poils flagellifères.

J'ai signalé[1] l'existence générale, sur les feuilles des Papilionacées, de poils d'un type particulier que j'ai nommés poils flagellifères. Cette forme si caractéristique, méconnue par la plupart des auteurs, qui donnent les poils comme unicellulaires ou bicellulaires, est peut-être distinctive des Papilionacées à l'égard des

1. Vuillemin, *Sur la Structure des feuilles de* Lotus. (*Bulletin de la Soc. botanique de France,* t. XXXVII, p. 207. 1890.)

autres Légumineuses. Je ne connais pas assez les Césalpiniées ni les Mimosées pour être affirmatif sur ce point. En tout cas, j'ai observé chez des *Cassia*, *Gleditschia*, *Mimosa*, etc., les poils unicellulaires que j'ai vainement cherchés dans la première famille, notamment chez les espèces où ils étaient signalés par M. Petit. En dehors des cas très rares d'arrêt de développement, comme j'en ai indiqué chez le *Colutea arborescens* (fig. 62, 63), j'ai rencontré des poils unicellulaires, très forts, à pointe dirigée en bas, rappelant les crochets du Houblon, à l'extrémité des émergences coniques du péricarpe auxquelles le *Zornia glochidiata* doit son nom ; mais les feuilles de la même espèce n'avaient que des poils flagellifères.

J'ai distingué dans le poil flagellifère un *pied*, un *manche*, un *flagellum*. Chacune de ces régions, formée dans la règle d'une seule cellule, a des caractères très particuliers. C'est donc là une disposition hautement différenciée. Il était intéressant de rechercher si elle ne présente pas quelques exceptions et si certaines Papilionacées n'ont pas un type de poil moins évolué.

Et, en effet, il devient impossible d'assigner aucune limite au pied, au manche et au flagellum dans les poils mous des *Ononis* (fig. 52). Ceux-ci sont formés de plus de 3 cellules ; le poil va en s'atténuant progressivement de la base au sommet, avec des cloisons régulièrement espacées, sans qu'aucune différence de structure autorise une division en régions. L'élément basilaire est lui-même exsert dans sa plus grande partie. Ces poils ressemblent au manche des poils glanduleux des *Ononis* et des *Cicer ;* mais les *Cicer* s'opposent aux *Ononis* par l'existence de poils flagellifères du type habituel.

Le *Medicago maculata* possède des poils identiques à ceux des *Ononis* et divers auteurs ont été frappés de ce caractère exceptionnel dans le genre. Godron[1] notamment dit du *Medicago maculata* : « Se distingue de la précédente espèce (*M. polycarpa* Wild.) par les poils fins, mous, articulés, qui recouvrent la tige, les pétioles et les pédoncules. » M. Bonnet[2] fait une remarque

1. GODRON, *Flore de Lorraine*.
2. BONNET, *Petite Flore parisienne*.

analogue, tandis que la plupart des floristes, à la suite de de Candolle, restent muets sur ce point ou donnent la plante comme glabre. Les poils articulés ont une distribution très remarquable ; ils ne sont pas seuls présents comme chez les *Ononis ;* le limbe possède des poils flagellifères normaux et un petit nombre de poils mous ; les deux types sont mélangés sur le rachis ; mais les stipules et les sépales ont seulement des poils articulés, fort nombreux. En un mot, *les poils articulés prédominent sur les portions de la feuille qui ont gardé les caractères primitifs du phyllome* (stipules, sépales et, à un moindre degré, pétiole) ; ils n'existent plus qu'à l'état de rares vestiges sur la portion la plus évoluée de la feuille (limbe).

De cette observation, nous tirons une induction importante sur la phylogénie de la pubescence des Papilionacées : le *Medicago maculata* dérive d'espèces analogues aux *Ononis* pour le revêtement pileux. Précisément, les *Medicago* concordent avec les *Ononis* par un caractère embryonnaire exceptionnel chez les Trifoliées : la présence de cotylédons à pétiole continu. On peut en conclure que les *Ononis* représentent un type archaïque de Trifoliées.

Les poils articulés n'ont pas été rencontrés dans le reste de la tribu. Pourtant, à côté des poils flagellifères caractéristiques, on trouve quelques formes imparfaites, gardant une trace de l'indifférence primitive, sur les stipules du *Trifolium agrarium* (fig. 86). Beaucoup de poils de la marge sont formés de 5 cellules ; la terminale, continuant la direction des autres, a les caractères habituels du flagellum. Le pied, partiellement exsert, est suivi d'une ou deux cellules discoïdes, qui lui ressemblent par une paroi de médiocre épaisseur, revêtue d'une cuticule mince. La cellule qui supporte le fouet est 3-6 fois plus longue que les précédentes, de même diamètre et à parois semblables quand elle est peu allongée, dilatée et à membrane très mince quand elle atteint une grande hauteur. Le flagellum s'insère très obliquement sur elle, tout en en continuant la direction, parce qu'il est lui-même taillé en biseau. Cette grande cellule rappelle le manche par le défaut d'épaississement pectique ; mais, en raison de son allongement et de sa situation, elle pourrait aussi bien être

associée au flagellum. En un mot, la limitation des régions n'est pas parfaitement définie. D'autres Trèfles offrent la même organisation, quoique moins accusée : tel est le *Trifolium elegans*.

Le *Coronilla coronata* a, sur les dents du calice, des poils articulés. On ne peut pas dire que la présence exclusive de cette forme rapproche directement le *C. coronata* des *Ononis*, car ceux de ses congénères qui n'ont pas les feuilles glabres y présentent des poils à trois régions différenciées. C'est le cas pour le *Coronilla varia*, bien que son calice offre la même anomalie que celui de l'espèce précédente. Chez le *Coronilla Emerus*, les poils de la feuille ont le manche cloisonné. Le *Bonaveria Securiduca* a, comme le *Coronilla varia*, des poils mous, articulés, sur les bords des dents calicinales.

Les autres Coronillées et les Lotées ont constamment les trois régions bien distinctes. A peine trouve-t-on accidentellement, chez l'*Anthyllis Chilensis* (fig. 53), chez plusieurs *Lotus*, quelques manches allongés, bicellulaires, moins différents du flagellum que dans les types ordinaires.

Parmi les Galégées, le *Colutea arborescens* a, sur les stipules, quelques poils analogues aux précédents. Le manche, malgré sa longueur, se distingue bien par sa cuticule plus épaisse que celle du flagellum.

Le *Psoralea bituminosa* porte, à la pointe des stipules, de véritables poils articulés, tandis que le reste des feuilles a des poils flagellifères. Ce caractère est à rapprocher de ceux qui font des *Psoralea* un type de passage.

Les *Glycyrrhiza* ont une disposition exceptionnelle. Le poil adulte (fig. 83) est formé d'un flagellum pectifère, supporté par une pile de cellules discoïdes, qui ressemblent à un manche cloisonné. Le développement est fort singulier. Quand l'initiale épidermique s'est suffisamment allongée (fig. 77), un pied et un manche se séparent (fig. 78) du poil jusque-là unicellulaire. Le flagellum, rempli d'un protoplasma plus dense que les cellules ordinaires, quoique pourvu de vacuoles, prend deux ou trois cloisons qui le divisent en parties presque égales (fig. 79). Bientôt la cellule supérieure s'allonge et prend de nouveau l'aspect d'un flagellum, tandis que les précédentes continuent à se diviser

(fig. 80). Les composés pectiques se déposent uniformément dans sa membrane. Dans la cellule sous-jacente l'épaississement se fait irrégulièrement, de manière à produire des saillies pectifères qui, lorsqu'elles sont nombreuses, sont séparées seulement par un réseau de portions plus minces (fig. 81). Dans une ou deux des cellules voisines, on distingue de rares bourrelets pectiques très proéminents. La cloison basilaire du fouet se résorbe alors et l'épaississement pectique se régularise dans le segment ainsi annexé au flagellum lui-même (fig. 82). Les autres cellules à bourrelets pectiques subissent-elles le même sort ou bien l'épaississement local y est-il résorbé? C'est ce que je n'ai pas pu voir sûrement. Toujours est-il, qu'à l'état adulte, il n'y a plus qu'un flagellum pectifère parfois gamocytique et un manche comprenant de 3 à 14 cellules empilées, provenant en partie du flagellum primitif.

Le *Myriadenus tetraphyllus* (fig. 85) m'a offert un phénomène qui a quelques traits de ressemblance avec ce qui se passe chez les *Glycyrrhiza*. Un segment à profil carré, isolé de la base du flagellum, reste dépourvu d'épaississement pectique, tout en gardant une cuticule mince et verruqueuse qui trahit son origine. Généralement le véritable manche, à cuticule lisse et épaisse, surmontant le pied un peu exsert, se reconnaît sous le flagellum divisé. Mais parfois le manche fait défaut et c'est alors la portion détachée du flagellum qui en tient lieu. Certains poils du calice, court et privés d'épaississement, ont le flagellum partagé en deux ce lules à surface également verruqueuse.

A part ces cas exceptionnels, j'ai toujours vu, dans les nombreuses espèces examinées, les trois régions du poil nettement définies.

A. *Pied.* — Le pied, intercalé entre les cellules de l'épiderme, est unicellulaire. Quand il est très volumineux, il prend parfois une cloison ; mais cette anomalie est limitée à un petit nombre de poils de la feuille. J'ai vu une cloison transversale chez les *Desmodium Canadense, Vicia dumetorum,* une cloison longitudinale ou oblique chez les *Glycyrrhiza glabra* (fig. 84), *Hallia imbricata.* Quand le pied est gros et arrondi, les cellules qui l'entourent en rayonnant se soulèvent comme une collerette autour de lui.

Chez les *Lotus corniculatus* var. *crassifolius, Lotus uliginosus, L. Wrangelianus* et, à un moindre degré, chez le *L. nummularius,* la collerette des poils marginaux s'abaisse insensiblement en arrière, brusquement en avant. Quand le flagellum vient à se détacher, le bord de la foliole paraît alors denticulé. L'existence de la collerette est directement liée à la puissance du poil et varie beaucoup sur une même feuille. Fréquemment les cellules de la collerette se recloisonnent parallèlement à l'axe du pied (*Lotus canescens,* etc.). Il est beaucoup plus rare de voir les cellules épidermiques dédoublées en deux assises tout autour du poil par une division tangentielle (*Desmodium Canadense*) [fig. 54]. Le parenchyme sous-jacent au poil subit des cloisonnements simultanés ou suffit, à lui seul, à soulever le poil au-dessus d'une émergence.

La portion libre du pied est munie d'une cuticule épaisse qui se prolonge, le cas échéant, dans le sillon creusé entre le pied et la collerette. Parfois même la cuticule plonge entre le pied et les cellules voisines à la façon d'un verre de montre dans son cadre (*Glycyrrhiza*) [fig. 84]. Ce prolongement, qui assure au poil une fondation solide, atteint, chez le *Desmodium Canadense,* la base des cellules de la collerette, lors même que celles-ci sont dédoublées par un cloisonnement tangentiel (fig. 54). Chez le *Lotus halophilus,* des expansions de la cuticule s'épanouissent en rayonnant entre les cellules de la collerette dans la portion qui avoisine le poil, de façon à maintenir le pied sous une couche inextensible.

Le plus souvent la face externe du pied est peu saillante et entoure le manche d'une simple plate-forme. Cependant, la portion libre devient longuement cylindrique chez le *Lotus lamprocarpus,* très allongée chez le *Trifolium elegans.* Dans le rachis et la tige du *Sutherlandia frutescens* (fig. 55), toutes les cellules épidermiques s'allongent radialement après que le poil s'est ébauché. Elles circonscrivent une sorte de puits cylindrique enveloppant la portion externe du pied et même une partie du manche. Celui-ci a une paroi mince, tandis que le pied épaissit sa membrane au point d'oblitérer presque entièrement la cavité de toute la partie dégagée du contact des cellules épidermiques voisines.

Le pied n'offre, en somme, aucun caractère intéressant, à part sa constance même. Il est absolument subordonné aux autres parties du poil auxquelles il sert de soubassement. Les variations de sa forme, le degré de son enclavement entre les éléments voisins sont en rapport, soit avec la dimension du poil, soit avec son usage. Les poils robustes, notamment ceux que leur pointe acérée ou crochue adapte à un rôle défensif ou adhésif, ceux qui, par conséquent, doivent résister aux tractions sont fortement enracinés. Les poils des *Ononis,* malgré leur longueur, ont le pied faiblement enclavé, parce qu'ils sont mous et flexibles.

B. *Manche.* — Le manche présente quelques dispositions mieux définies. Habituellement unicellulaire, il est cylindrique ou tronqué obliquement par la surface d'insertion du flagellum, parfois au point de prendre un profil triangulaire. Le manche est rarement plus haut que large. Il s'allonge assez souvent dans des régions déterminées telles que la base des stipules, les pétioles et moins communément sur les marges du limbe. Le manche est parfois très court. Même, chez le *Lotus edulis,* son pourtour devient linéaire et la cellule lenticulaire est complètement cachée entre le pied et le flagellum. Le sommet est plus étroit que la base ou réciproquement ; et, dans ces manches en tronc de cône, la plus large facette est, tantôt du côté du pied (*Cicer*), tantôt du côté distal (*Lotononis anthylloides, Colutea arborescens,* etc.).

La paroi du manche est constamment rigide. Elle doit cette consistance à l'épaisseur de la membrane périphérique, qui est toujours notable et même bien supérieure à la paroi externe des cellules épidermiques ordinaires chez les *Desmodium Canadense, Tephrosia Virginica, Ludovicia Kremeriana,* etc. Elle la doit surtout à la cutinisation qui respecte seulement une mince couche interne. Les parois contiguës au pied et au flagellum sont elles-mêmes légèrement cutinisées, bien qu'elles restent minces. Le manche est dépourvu de l'épaississement celluloso-pectique que j'ai signalé dans le flagellum et qui m'a conduit à donner à ces organes le nom de poils pectifères. Sa surface est lisse, sauf chez les *Bonaveria Securidaca* (fig. 46) et *Coronilla varia,* où elle est, mais non constamment, granuleuse comme le flagellum.

Le manche se cloisonne plus souvent que le pied. La division

y est transversale. Les cloisons adventives, toujours minces, restent aussi distinctes des limites du manche que les cloisons accessoires du pied l'étaient des limites de cette région. Tel est le cas des *Desmodium Canadense,* où le manche présente 2-5 cellules empilées (fig. 54), *Alagi camelorum,* où il est habituellement bicellulaire, *Stylosanthes viscosa* et *cerriifolia,* où l'on voit une ou plusieurs divisions, *Arachis hypogæa,* etc. On trouve aussi quelques manches cloisonnés chez les *Amorpha,* au sommet des folioles du *Psoralea bituminosa,* sur le rachis du *Hallia imbricata* et en divers points de la feuille du *Lotopsora villosa.* Le cloisonnement est fréquent aussi chez les Phaséolées : *Soja hispida, Apios tuberosa.* Dans ces divers exemples, empruntés à des représentants des tribus élevées, les manches pluricellulaires sont dus à un recloisonnement tardif et la distinction des deux parties libres du poil, manche et flagellum, n'offre aucune difficulté.

C. *Flagellum.* — Le flagellum est unicellulaire. A part l'anomalie des *Glycyrrhiza* et *Myriadenus,* je n'ai rencontré d'exception que chez l'*Hosackia crassifolia,* dont le flagellum possède fréquemment plusieurs cloisons transversales minces (fig. 87, 88).

Les caractères du flagellum varient beaucoup suivant les organes et même suivant les régions d'un même membre ; aussi prendrons-nous comme base de nos comparaisons les flagellums du limbe, sauf indications contraires.

Insertion. — La cloison du manche, qui sert de base au flagellum, est ordinairement transversale, quelle que soit la direction générale du poil. Quand elle est oblique, le flagellum peut lui-même être taillé en biseau et se placer directement dans le prolongement de son support. C'est ce qu'on voit chez les *Anthyllis Chilensis* et *Trifolium elegans.* La membrane mitoyenne est même souvent plus inclinée par rapport à l'axe du flagellum que par rapport à l'axe du manche et le fouet se dirige du côté où le manche atteint sa plus grande hauteur (*Genista sagittalis*). Dans le cas contraire, la pointe regarde du côté où le manche est tronqué (*Lotus uliginosus*).

Orientation. — La direction du flagellum n'est pas non plus déterminée par son orientation. Sur les feuilles en effet, le flagellum tourne généralement la pointe vers le sommet du membre.

Cette orientation est parfaitement réalisée dans les poils appliqués. Les autres prennent une position intermédiaire entre la normale et la parallèle à la surface. On trouve pourtant quelques poils perpendiculaires à l'épiderme : ce sont des poils petits, raides, à pointe acérée ou des poils recourbés en crochets aigus à leur extrémité, souvent mélangés à des poils plus longs et inclinés (Phaséolées, Hédysarées). M. Poisson[1] a reconnu que, chez diverses Phaséolées, les poils des feuilles gardent cette orientation, bien que les tiges grimpantes aient leurs poils mécaniques dirigés la pointe en bas. Cette dernière disposition résulte, d'après M. Poisson, d'une adaptation facilitant l'adhérence des tiges volubiles à leur support. Cette supposition est justifiée par une étude très judicieuse de morphologie comparative et de morphologie comparée. Les poils tournés vers le bas assurent encore un autre avantage en jouant un rôle de défense. Sous les feuilles du *Soja hispida* les poils sont appliqués à la tige la pointe en bas. Cette orientation est déjà réalisée sous les nœuds des feuilles primordiales, à un stade de la vie où la plante n'est pas encore grimpante. Ces nœuds rappellent absolument l'organisation du *Galeopsis tetrahit,* espèce aussi peu volubile que possible. Ces nœuds hérissés opposent une barrière insurmontable aux invasions des pucerons et d'autres petites formes aptères. Et justement cette disposition fait défaut chez les espèces myrmécophiles, comme les Viciées grimpantes, qui ont, d'après les théories de M. Delpino, des défenseurs vivants contre de pareilles attaques. L'adaptation découverte par M. Poisson n'est peut-être qu'une dérivation d'une adaptation plus ancienne et plus générale à l'entomophobie. L'adaptation primitive se maintient seule sur le limbe. Les petits dards qui hérissent le limbe des *Apios tuberosa, Soja hispida,* doivent rendre bien pénible la progression des insectes ou des limaces qui voudraient s'attaquer aux feuilles. Les piquants de la feuille jouent plus efficacement encore un rôle défensif analogue à celui des poisons, en faisant des tissus végétaux un aliment indigeste pour les animaux

1. J. Poisson, *Sur un Caractère d'adaptation des poils dans les plantes.* (*Bulletin de la Soc. botanique de France,* t. XXVI, p. 330, 1879.)

à tube digestif délicat. Les poils crochus, une fois avalés, dilacèrent l'intestin.

Direction. — Quand le flagellum a une direction rectiligne, l'incurvation du manche ou son insertion oblique sur le pied lui permet de se tourner vers le sommet de la feuille. C'est ce qu'on voit fréquemment sur les stipules et les pétioles. Les poils à direction générale rectiligne sont ondulés chez les *Aspalathus armata, Lotus decumbens, lamprocarpus, Lotopsora villosa, Trigonella Fœnum-græcum, Trifolium Lupinaster, Astragalus mollis.* Le flagellum est arqué chez les *Genista sagittalis, G. tinctoria, Lotus leucanthus, L. anthylloides, Halimodendron.* Si la courbure est limitée au voisinage de la pointe, on a des poils crochus ; cette différenciation bien définie n'existe que chez des représentants élevés des Phaséolées (*Phaseolus, Clitoria*) et des Hédysarées (*Hedysarum, Desmodium* [fig. 57], *Alagi* [fig. 56]). Le *Lotopsora villosa,* type précurseur des Desmodiées, présente une pointe légèrement arquée, mais non acérée comme dans les genres précédents (fig. 59). Les flagellums crochus sont tantôt insérés obliquement, tantôt perpendiculaires à la surface, la pointe seule se tournant vers le haut.

L'incurvation se localise au voisinage de l'insertion chez le *Lotus peregrinus* et l'on passe ainsi à un cas très répandu dans lequel le flagellum se coude brusquement à son origine, de façon à avoir sa surface d'insertion parallèle à son propre axe. C'est ce qu'on observe chez les *Heylandia, Pleiospora, Lupinus, Genista Saharæ, G. Sibirica, Anthyllis Hermanniæ, Lotus Lancerottensis, L. Creticus, L. suaveolens, L. peliorhynchus, L. sessilifolius, Psoralea lathyrifolia, Ps. plicata* où M. Maury[1] figure à tort le poil dressé, *Astragalus sesameus, A. lotoides, A. Caucasicus, A. tumidus, Oxytropis cyanea, Biserrula Pelecinus.*

Le poil est redevenu rectiligne, mais couché. Une nouvelle modification intervient alors : du côté opposé à la pointe, le flagellum émet un prolongement qui se termine en cul-de-sac

1. Maury, *Anatomie comparée de quelques espèces caractéristiques du Sahara algérien.* (*Association française pour l'avancement des sciences.* Congrès de Toulouse, 1887, fig. 9.)

arrondi non loin de l'insertion. Cette sorte de *talon* existe chez les *Tetragonolobus siliquosus, Astragalus alopecuros, A. vulpinus, Colutea arborescens* (fig. 60, 61), *C. cruenta, Pleiospora cajanifolia* (au moins sur le calice).

Le talon s'allonge, de façon à atteindre la taille de la partie antérieure et alors le flagellum se dirige simultanément en avant et en arrière de l'insertion chez les *Lotononis Maroccana, Leobordea lupinifolia, Aspalathus armata* (fig. 68), *Erinacea pungens* (fig. 101), *Astragalus Austriacus, A. vesicarius, A. hamosus, A. falcatus, A. calycinus, A. Vulnerariæ, A. ammodytes, A. follicularis, Cyamopsis psoraloides,* les *Indigofera* (fig. 67). Ces poils si spéciaux ont, depuis longtemps, attiré l'attention des observateurs ; mais on les a rapprochés à tort des poils unicellulaires en navette des Crucifères, des Malpighiacées, du Houblon, etc. La navette n'est qu'une partie du poil, homologue du flagellum des autres Papilionacées. Le type habituel se retrouve à la pointe des sépales chez les espèces dont les feuilles et les faces des sépales sont munies de navettes. Sur le limbe lui-même nous rencontrons des états intermédiaires, tels que les flagellums à talon, notamment sur les marges (*Astragalus falcatus*). Chez l'*Aspalathus armata,* le flagellum est muni d'un éperon, atteignant par places la longueur de la portion antérieure, mais nul au voisinage de l'insertion de la feuille (fig. 68-71).

A l'aisselle des feuilles de l'*Erinacea pungens,* les poils ont un flagellum qui continue le manche. On y trouve mélangés des poils devenus triangulaires par suite d'un élargissement et d'une saillie postérieure de leur base (fig. 102). On rencontre même des anomalies faisant apparaître dans les poils coudés ordinaires le caractère des poils à navette. Ainsi j'ai vu, dans un poil monstrueux de *Lotus suaveolens,* un long diverticule creux, détaché du talon, communiquant avec la cavité du flagellum, mais beaucoup plus grêle que lui (fig. 93). Sur une stipule de *Caragana arborescens,* un flagellum s'incurvait assez loin de son insertion et, de la convexité s'échappait un gros sac conique, opposé au reste du flagellum (fig. 72). Enfin, dans des poils dont l'épaississement fait défaut sur la face dorsale et sur les flancs, chez qui, par conséquent, l'amincissement, localisé dans le talon des précédents,

s'étend jusqu'au capuchon terminal, on rencontre des diverticules accidentels s'échappant d'un point quelconque de la surface. Ils ont un épaississement pectique uniforme. J'ai noté une ramification latérale de ce genre dans un poil d'*Ornithopus ebracteatus* qui n'avait pas pris l'allongement normal (fig. 94).

Forme. — Les deux formes extrêmes des flagellums découlent de leur direction.

1° Les flagellums qui continuent, au moins à la base, la direction du manche, sont généralement cylindro-coniques. Leur extrémité libre est, tantôt aiguë et même apiculée (*Wistaria Sinensis*) ou émoussée, tantôt obtuse et arrondie. Le relevé des espèces qui présentent diverses variantes dans la forme du flagellum m'ayant paru dénué d'intérêt, théorique ou pratique, je le passe sous silence.

Je mentionnerai seulement une forme rare de flagellum à direction rectiligne. Sur les feuilles, principalement sur les pétiolules, sur le rachis et sur la face dorsale du tube calicinal du *Coronilla varia,* sur les feuilles (rachis surtout) et sur le calice du *Bonaveria Securidaca,* le manche cylindrique et fortement cutinisé supporte un renflement ovoïde. Dans cette dernière espèce, le manche peut se dilater, de manière à donner au poil le profil d'un gland dans sa cupule. Il se distingue néanmoins du flagellum par sa paroi épaisse. Il est curieux de voir, chez ces deux espèces, les poils articulés se rencontrer avec cette forme aberrante de poils flagellifères.

Cette concordance dans un caractère aussi insolite resserre les liens qui unissent les *Bonaveria* aux *Coronilla,* bien que les deux genres soient souvent rangés dans deux tribus distinctes. D'autre part la rareté de cette forme de poils confirme l'opinion que les *Coronilla* et les *Bonaveria* appartiennent à une de ces périodes critiques de l'évolution où les caractères les plus fixes s'altèrent avant de reprendre un nouvel équilibre qui les maintiendra dans une tribu entière, par conséquent à une de ces séries intermédiaires qui ont presque entièrement disparu en creusant une lacune entre les types mieux définis. Les deux genres en question semblent en effet appartenir au nœud même d'où sont sortis les Lotées et les précurseurs des Hédysarées. Le *Coronilla Emerus* présente des poils dans lesquels la forme du *C. varia* fait retour au type habituel par simple allongement du flagellum.

Sur le rachis du *Halimodendron argenteum,* on trouve quelques têtes ovoïdes; mais toutes les transitions se rencontrent entre cette forme et les poils allongés, arqués, qui lui sont mélangés (fig. 74); c'est donc un simple arrêt de croissance des poils flagellifères. Sur les stipules du *Caragana arborescens,* quelques poils restent courts, dilatés supérieurement, tronqués ou même concaves au sommet (fig. 73). Ce sont des monstruosités sans conséquence. Il est bon d'observer pourtant que les *Caragana* et *Halimodendron* sont des Galégées aberrantes par leurs feuilles imparipennées, peu éloignées d'ailleurs des *Astragalus.* Cette forme de poils ne serait-elle pas un vestige des navettes? Elle rappelle singulièrement la description donnée plus haut du sac triangulaire dérivé de la navette de l'*Erinacea pungens* (fig. 102).

2° Dans les poils coudés à la base, on distingue une facette latérale et deux extrémités libres. L'extrémité postérieure est arrondie et même fortement bombée dans la variété à talon. Les poils coudés sont aplatis et présentent de face la forme d'un fuseau ou d'une navette chez plusieurs *Lotus,* etc. (fig. 90). A part cette particularité, le flagellum ne s'y distingue pas de celui de la première catégorie.

La forme à navette est l'exagération de la précédente. Les deux extrémités y deviennent semblables entre elles. Les deux bouts de la navette sont aigus ou même apiculés. Ce sont des organes de défense.

Souvent la portion postérieure de la navette, dans les poils normaux, est plus étroite que l'antérieure ou même réduite à une sorte d'éperon aigu.

Pour être directement réductibles au type commun de poils flagellifères, les poils à navette des Papilionacées n'en sont pas moins une forme spéciale, qui reparaît volontiers dans certaines séries naturelles, tandis qu'elle fait absolument défaut à d'autres. Ils acquièrent ainsi une haute valeur taxinomique. Ils ont fourni une base pratique à Bunge [1] et à Boissier [2] pour caractériser des

1. Bunge, *Generis Astragali species gerontogeæ.* (*Mém. de l'Acad. de Saint-Pétersbourg,* 1868.)

2. Boissier, *Flora orientalis,* 1872.

sections du genre *Astragalus*. Ramenés à leur origine et comparés aux formes intermédiaires, ils sont de nature à fournir des renseignements bien plus précieux encore sur la filiation des plantes. Déjà dans le Prodrome, de Candolle signalait les poils fixés par le milieu comme un des organes révélant les affinités des *Cyamopsis* et des *Indigofera;* M. Baillon[1] indique dans la diagnose de la série des Indigoférées les feuilles souvent chargées de poils particuliers.

Les poils à navette manquent à des tribus entières, telles que les Lotées, les Trifoliées, les Viciées, les Hédysarées, les Phaséolées. Leur présence aurait suffi pour écarter des *Anthyllis* les *Erinacea,* pour établir une démarcation tranchée entre le premier de ces genres et les *Astragalus* de la section *Anthylloidei,* puisque les *Astragalus calycinus, A. Vulnerariæ* portent la disposition en navette à son plus haut degré, entre la section *Aspalathoides* du genre *Anthyllis* et le genre *Aspalathus,* etc.

Un fait assez inattendu vient confirmer la grande valeur taxinomique de cette forme spéciale de poils : c'est que les diverses plantes pourvues de navettes se relient étroitement par la structure et appartiennent à un même phylum, bien qu'on les ait rangées dans des tribus différentes. Les Astragalées sont proches parentes des Génistées et concordent avec ces dernières par les caractères de la plantule comme par l'absence de systèmes sécréteurs différenciés. Les *Indigofera,* malgré une organisation plus complexe, sont reliés aux séries précédentes par le genre *Cyamopsis.* Ainsi les poils à navette caractérisent un phylum détaché de la base même des Papilionacées. La différenciation spéciale ainsi acquise au début de l'évolution de la famille et caractérisant un type extrême de la pubescence fait défaut aux termes plus évolués de la série, soit que les espèces qui la présentent, ayant épuisé leur variabilité par une complication prématurée, n'aient pas eu de postérité, soit que le type primitif ait reparu, pour des motifs inconnus qui semblent planer sur l'évolution de l'appareil pilifère dans toute la famille. Ce qui montre bien, d'ailleurs, que l'existence des poils à navette coïncide avec une active évolution, c'est qu'ils ne sont constants dans aucun genre ni même dans des

1. BAILLON, *Histoire des plantes.*

sections naturelles. Ainsi il suffit d'une adaptation au rôle d'un duvet protecteur pour que l'on passe des navettes rigides de l'*Astragalus calycinus* aux navettes longues et flexibles de l'*A. Vulnerariæ* et de là aux flagellums laineux auxquels l'*A. mollis* doit son nom.

Structure. — Le flagellum est revêtu d'une cuticule mince se colorant par la fuchsine. Sa cavité est limitée par une couche un peu plus épaisse que la cuticule et dans laquelle la cellulose prédomine sur la pectose. Les apicules acérés des dards ou les pointes recourbées des crochets sont formés d'une substance réfractaire aux diverses couleurs d'aniline. Presque toujours, entre les deux couches extrêmes se dépose une puissante couche moyenne, réagissant comme les matières pectiques avec la phénosafranine, divers bleus, etc. Elle renferme en outre une charpente cellulosique et présente des stries entrecroisées, limitant des losanges très visibles quand l'épaississement est considérable. Dans quelques cas d'épaississement très fort, les séparations sont longitudinales et, après traitement par la potasse ou simplement par l'eau bouillante, la couche moyenne se dissocie en un faisceau de petits cylindres (*Psoralea lathyrifolia, Hallia alata* (fig. 95), *H. imbricata, H. cordata, Dorycnopsis Gerardi, D. onobrychoides*). Cet épaississement n'est pas sans analogie avec la couche muco-cartilagineuse décrite depuis longtemps par Sanio comme un caractère habituel des fibres libériennes (et péricycliques) des Papilionacées.

La surface interne du flagellum est presque toujours lisse. Nous avons vu comment elle est réticulée à la base des jeunes poils de *Glycyrrhiza,* par suite de la saillie inégale des épaississements pectiques. Chez les *Ebenus* (fig. 96), elle présente de nombreuses dépressions, étroites et allongées, qui pénètrent dans des pointes faisant au dehors une saillie correspondante et donnant au poil vu au microscope l'aspect d'un bâton noueux de Sapin. Cette forme exceptionnelle constitue presque un poil rameux, car chaque excroissance est une sorte de poil accessoire, né du principal, comme dans l'anomalie de l'*Ornithopus ebracteatus* signalée plus haut. On trouve des verrucosités moins accusées, mais intéressant aussi toute l'épaisseur de la paroi chez l'*Astragalus tumidus,* le *Biserrula Pelecinus.*

Les inégalités de la surface externe, d'origine cuticulaire, se rencontrent très fréquemment. Les grosses verrues font défaut chez les vrais *Anthyllis,* mais existent chez les *Dorycnopsis Gerardi, D. onobrychoides,* qui leur avaient été réunis, chez les *Astragalus falcatus, A. vesicarius, A. Caucasicus, A. sesameus, A. follicularis, A. ammodytes, A. lotoides, Lotononis anthylloides, L. decumbens, Heylandia latebrosa, Cyamopsis psoraloides, Indigofera, Coronilla Emerus, C. varia, Bonaveria Securidaca, Parochetus communis,* les *Lotus sessilifolius, glaucus, Creticus, viridescens, Salzmanni, lanuginosus, Conimbricensis, Delorti, Lancerottensis, glinoides, macranthus,* chez les *Trifolium Lupinaster, Trigonella Fœnum-græcum, Ammodendron Sieversii,* les *Hallia imbricata, alata, cordata.* Les verrues sont disséminées et inconstantes chez le *Lotopsora villosa.* Elles sont faibles chez les *Psoralea lathyrifolia, Requienia obcordata, Tephrosia, Colutea, Caragana.*

Ce sont de simples granulations, très fortes chez les *Aspalathus armata, Genista tinctoria, Pseudosophora alopecuroides,* faisant une médiocre saillie chez les *Astragalus mollis, Anthyllis Chilensis, A. Cornicina, A. hamosa, A. lotoides, Hymenocarpus, Helminthocarpum, Bonjeanea,* les *Lotus Garcini, edulis, ornithopodioides, peregrinus, anthylloides, canescens, halophilus, pusillus, Michauxianus, commutatus, cytisoides, Arabicus, decumbens, lamprocarpus, parviflorus, suaveolens, angustissimus, diffusus, odoratus, sulphureus, Ægeus, leucanthus, nummularius, Wrangelianus, tetraphyllus,* les *Hammatolobium lotoides, Ludovicia Kremeriana.*

La cuticule est lisse ou à peine ponctuée chez les *Lupinus polyphyllus, L. varius, Scorpiurus vermicularis,* les *Anthyllis Barba-Jovis, sericea, Henoniana, polycephala, podocephala, Tejedensis, montana, Vulneraria, cytisoides, Hermanniæ, genistæ;* les *Physanthyllis tetraphylla, Cytisopsis dorycniifolia, Lotus Jacobæus, Gebelia, hispidus, Cicer arietinum.*

L'épaississement pectique fait rarement défaut, sauf dans la tribu des Phaséolées, où les couches sont indistinctes chez les *Phaseolus, Lablab, Apios, Soja, Clitoria* et dans plusieurs Hédysarées qui leur ressemblent : *Desmodium, Alagi, Hedysarum.*

Chez ces plantes la paroi est plus rigide et plus cuticularisée que dans les poils pectifères. La structure est la même dans les poils crochus mélangés aux poils coniques. L'épaississement est peu distinct chez les *Bonaveria, Coronilla Emerus, C. varia.*

Chez un grand nombre de Papilionacées, la couche moyenne est également développée sur tout le pourtour du poil et forme un *manchon* pectique, qui rend le flagellum centrique, au moins dans la région moyenne. Si elle est très faible, le poil se chiffonne aisément sur les exemplaires secs. Si elle est développée au point de réduire la lumière à un canal presque linéaire, le poil est flexible et fréquemment ondulé (fig. 64). Dans les cas intermédiaires, le flagellum est rigide comme une colonne creuse. Pourtant du côté inférieur, qui devient extérieur par suite de la direction ascendante du poil et que j'appellerai face dorsale du flagellum, il subsiste, au voisinage de l'insertion, un espace non épaissi, au point où le poil se coude. L'épaississement ressemble alors à un tube de verre, brusquement plié au chalumeau et dans lequel la portion convexe, étirée, s'est amincie.

Chez d'autres espèces, l'amincissement dorsal, au lieu de se limiter au voisinage de l'insertion, se prolonge jusqu'au sommet. Le flagellum est alors bifacial. L'épaississement y est limité à la face ventrale et s'atténue sur les flancs de manière à prendre la forme d'une *gouttière*. Cette dernière disposition suppose toujours un flagellum coudé à la base.

Le type en manchon et le type en gouttière sont les deux formes extrêmes. Ce dernier est exceptionnellement pur. Il se modifie au voisinage de la pointe ; car, à ce niveau, l'épaississement redevient égal et forme une sorte de capuchon ou d'éteignoir. En outre, à la base même, au-dessous du coude, la couche pectique s'étend en anneau (fig. 89). Quand l'épaississement est faible, par exemple chez les *Lotus Gebelia, L. leucanthus, L. Garcini* (fig. 91), l'anneau est incomplet et le capuchon est remplacé par un simple empâtement lenticulaire du sommet. Presque toujours le coude est suivi d'un dépôt saillant, qui s'atténue et s'éteint un peu plus loin (fig. 92). Chez le *Lotus hispidus,* l'épaississement ventral s'efface au sommet au lieu d'y progresser pour former le capuchon.

Enfin un cas moyen est représenté par un épaississement occupant toute l'étendue du poil, mais restant plus faible du côté dorsal que du côté ventral. C'est encore un épaississement *bifacial*, mais *continu*. Il tient de plus près au type en gouttière qu'au type en manchon et coexiste souvent avec le premier, sur les poils les plus robustes de la feuille.

Les deux principales dispositions de l'épaississement pectique constituent un caractère extrêmement important pour indiquer la filiation des Papilionacées. Chacune d'elles se retrouve sans mélange chez tous les représentants de groupes bien circonscrits et les variations apparaissent en général aux nœuds de l'arbre généalogique. Les formes intermédiaires sont aptes à fournir de bons caractères spécifiques, mais peu susceptibles de nous renseigner sur la filiation des groupes. Aussi en réserverai-je l'énumération pour un travail où j'aborderai la question de l'espèce.

L'épaississement pectique est en manchon chez les *Genista Saharæ, G. tinctoria, Aspalathus armata* (ou en navette), *Pseudosophora alopecuroides*, les *Anthyllis Barba-Jovis, sericea, Henoniana, podocephala, montana, cytisoides, genistæ, Hermanniæ*, les *Hippocrepis comosa, Scorpiurus vermicularis*. A ce type se rattache aussi la disposition exceptionnelle des *Coronilla* et *Bonaveria*. Le même épaississement égal devient habituel chez les Hédysarées : *Ebenus, Adesmia, Zornia, Myriadenus, Hallia, Lotopsora villosa*, à moins que la couche moyenne soit indistincte. Dans ce cas d'ailleurs, comme dans le précédent, la membrane est uniformément épaissie. C'est ce qui s'observe chez les *Hedysarum, Desmodium, Alagi* et chez la plupart des *Psoralea*. Pourtant le *Psoralea lathyrifolia*, qui est la souche probable des *Psoralea* et des *Hallia* et qui n'a pas encore les glandes propres à ces deux genres, offre les poils à fort épaississement fasciculé des *Hallia*, tandis qu'il a plutôt la fleur des *Psoralea*. Les Phaséolées, par l'absence d'épaississement comme par la présence de flagellum à crochet, se relient directement aux *Hedysarum* par l'intermédiaire des Desmodiées qui, d'autre part, sont stipellées comme elles.

Les manchons pectiques sont généralement répandus dans la tribu des Trifoliées, chez les *Medicago, Melilotus, Trigonella*,

Pocockia, Trifolium. Le *Medicago radiata* offre un épaississement très fort et uniforme, disposition inverse de celle des *Hymenocarpus*. Le *Parochetus communis* n'a pas de couche moyenne distincte. Rappelons à ce propos que de Candolle classait le *Parochetus* parmi les Phaséolées ; mais le rapprochement des deux groupes d'après les poils ne reposerait que sur ce caractère négatif. La forme du poil du *Parochetus* diffère totalement de celle des Phaséolées. Au contraire elle rapproche ce genre des Coronillées par les fortes verrues creuses qui couvrent la surface.

Les *Cicer, Requienia obcordata, Tephrosia Virginica, Robinia, Galega, Glycyrrhiza, Astragalus mollis, A. lotoides, Halimodendron, Caragana* ont aussi un manchon pectique d'épaisseur uniforme.

Les poils à épaississements réguliers sont mélangés de poils à couche pectique prédominante sur la face ventrale chez les *Wistaria Sinensis, Vicia lathyroides, Anthyllis Chilensis, Cytisopsis dorycniifolia, Astragalus hosackioides*. Sur les stipules du *Trifolium subterraneum*, on rencontre aussi des poils à épaississement bifacial.

On trouve une couche pectique ventrale, plus ou moins prolongée en gouttière sur les flancs, mais n'atteignant pas le milieu de la face dorsale, si ce n'est dans le capuchon terminal ou dans l'anneau initial chez l'*Astragalus Caucasicus*, les *Anthyllis* de la section *Cornicina* (*A. Cornicina, hamosa, lotoides*) chez quelques variétés de la Vulnéraire, telles que var. *rubriflora* et var. *hirsutissima*, chez les *Dorycnopsis onobrychoides* et *Gerardi, Hymenocarpus, Helminthocarpum, Hosackia glabra, H. argophylla*, les *Lotus edulis, peregrinus, sessilifolius, anthylloides, canescens, halophilus, pusillus, hispidus, angustissimus, diffusus, Conimbricensis, odoratus, uliginosus, corniculatus* (*genuinus* et var. *crassifolius, glacialis, alpinus*) *tenuis, Delorti, Ægeus, Lancerottensis, nummularius, Wrangelianus* (fig. 97).

Chez un certain nombre de *Lotus*, l'épaississement se réduit même à une simple plaque ventrale, se prolongeant à peine sur les côtés. Tels sont les *Lotus glaucus, Jacobæus, Creticus* (fig. 92), *viridescens, Michauxianus, Salzmanni, commutatus, cytisoides, Gebelia, Arabicus, suaveolens, lanuginosus, sulphureus, leucan-*

thus (fig. 91), *Lancerottensis* (fig. 89, 90), *glinoides, macranthus.*

Au contraire chez le *Lotus ornithopodioides,* l'épaississement envahit tout le pourtour du flagellum de quelques poils, tout en restant prédominant sur la face ventrale. Cette dernière disposition devient habituelle chez les *Lotus decumbens, lamprocarpus, parviflorus, villosus.* Les manchons réguliers font défaut dans ce genre : les poils y sont toujours bifaciaux.

On trouve encore des poils à épaississement prépondérant du côté ventral mélangés de poils à épaississement localisé sur cette face chez les *Ornithopus ebracteatus* et *Ludovicia Kremeriana.* Chez des espèces voisines de ces deux genres, mais à poils plus robustes, le type bifacial continu se maintient seul : c'est ce que nous voyons chez les *Ornithopus perpusillus, Hammatolobium lotoides.*

Le flagellum à épaississement bifacial continu caractérise la plupart des poils des *Lotononis anthylloides, Anthyllis Vulneraria* (y compris ses variétés *Allionii, polyphylla, maritima, coccinea*), *A. polycephala, Physanthyllis tetraphylla, Dorycnium* et *Bonjeanea.* Remarquons que cette forme, rare chez les *Lotus,* existe chez le *L. parviflorus,* qui a été compris par de Candolle dans le genre *Dorycnium.* Ce type existe encore chez quelques Hédysarées, telles que les *Stylosanthes cerriifolia* et *viscosa,* chez diverses Génistées : *Genista Sibirica, G. sagittalis, Lotononis anthylloides, L. decumbens, Heylandia latebrosa, Lupinus polyphyllus, L. varius.* Chez quelques Viciées : *Vicia lathyroides, Lathyrus Aphaca,* il est mélangé au type centrique.

Dans les poils à navette l'épaississement devient parfois plus fort sur la face dorsale que sur la face ventrale (*Erinacea pungens*). Il en est de même dans certains poils à flagellum appartenant à des groupes où l'on rencontre également des navettes ; tel est le cas pour les *Astragalus sesameus, A. tumidus;* mais d'ordinaire la plus forte saillie de la face dorsale est limitée à la partie qui suit immédiatement le talon ou l'amincissement basilaire: *Heylandia latebrosa, Genista Sibirica, G. sagittalis, Lotononis anthylloides, Astragalus Caucasicus.*

D'habitude l'épaississement pectique s'arrête au pourtour de la

facette d'insertion du flagellum. Dans les poils bifaciaux la couche ventrale s'étend dans la membrane basilaire, mais en s'amincissant progressivement. Par exception elle reste très épaisse chez le *Genista sagittalis*. Alors elle respecte une série de lignes parallèles, échelonnées perpendiculairement à la direction du poil, et les barreaux, séparés par de profondes dépressions, s'étendent comme des échelons d'un côté à l'autre du cadre pectique qui entoure toute la membrane (fig. 98, 99).

L'*Erinacea pungens* offre une disposition analogue (fig. 100-102). Seulement les amincissements bilatéraux sont un peu plus larges, plus nettement limités et souvent bifurqués. La facette d'insertion rappelle l'aspect d'une cloison de vaisseau, à cela près que les reliefs et les creux sont intervertis. Cette particularité s'ajoute aux autres preuves qui justifient le transfert de l'*Erinacea* du genre *Anthyllis* dans la tribu des Génistées.

En dehors de ce cas rare, qui n'a qu'une valeur toute locale, la structure du flagellum donne lieu aux conclusions suivantes : dans la tribu des Lotées, le développement de l'épaississement pectique et celui des granulations sont corrélatifs dans une large mesure, et, en général, inverses. Dans le genre *Lotus*, les granulations sont inégalement saillantes dans les variétés d'une même espèce ; leur puissance est souvent en raison inverse du dépôt pectifère. Ainsi elles sont à peine marquées chez le *Lotus corniculatus*, var. *villosus*, où la couche pectique atteint son maximum, tandis que dans la var. *glacialis*, elles prennent les proportions de véritables verrues. Elles sont aussi très saillantes chez les *Lotus sessilifolius, glaucus, Creticus, viridescens, Salzmanni, lanuginosus, Lancerottensis, glinoides, macranthus* dont l'épaississement pectique est faible ; peu saillantes au contraire chez les *Lotus edulis, peregrinus, canescens, decumbens, lamprocarpus, parviflorus, angustissimus,* qui ont les plus fortes couches moyennes. La cuticule est même lisse chez le *Lotus hispidus,* dont l'épaississement pectique est continu. Il y a bien quelques exceptions ; néanmoins les deux caractères se compensent le plus souvent.

Si l'on construit un tracé dans lequel le nom de chaque espèce de *Lotus* sera inscrit en regard d'une des divisions des abscisses

et dans lequel on prendra sur les ordonnées des longueurs proportionnelles à la puissance de la couche pectique, on obtiendra une courbe très irrégulière. La courbe obtenue en remplaçant la puissance de la couche moyenne par la hauteur des granulations ne sera pas moins sinueuse. Mais si l'on superpose les deux courbes pour faire un tracé moyen, on neutralise presque toutes les oscillations : les écarts deviennent rares et généralement peu accusés. J'ignore si cette remarque pourra un jour éclairer la genèse des caractères tirés de la structure du poil. Je signale le fait sans chercher, pour le moment, à l'interpréter.

Les différences que nous remarquons dans un genre homogène comme les *Lotus* s'observent aussi bien entre les sections d'un genre hétérogène ou entre deux genres différents. Ainsi chez les *Anthyllis* la cuticule est généralement lisse ; mais en même temps l'épaississement en gouttière y devient aussi rare qu'il était commun chez les *Lotus*. La section *Cornicina* est exceptionnelle par son dépôt pectique localisé ; elle l'est en même temps par ses fortes granulations cuticulaires. Les *Hymenocarpus* et *Helminthocarpum* se comportent comme les *Cornicina*. L'*Anthyllis Chilensis,* avec un épaississement continu, mais nettement bifacial, a de très fines granulations. La cuticule est lisse chez le *Cytisopsis dorycniifolia,* en même temps que la couche pectique, encore inégale à la base, atteint dans la moitié supérieure une épaisseur uniforme. Avec une simple gouttière pectique, les *Dorycnopsis* ont d'énormes verrucosités ; avec un épaississement continu-bifacial, le *Bonjeanea recta* n'a que de faibles granulations.

Le parallélisme se retrouve dans une série de Coronillées, qui tient de près aux *Anthyllis* de la section *Cornicina,* car les granulations sont nulles chez les *Scorpiurus* à manchon pectique, faibles chez l'*Hammatolobium* à épaississement pectique bifacial, fortes chez le *Ludovicia* qui a une plaque pectique exclusivement ventrale ou très atténuée sur la face dorsale.

Dans d'autres séries débutant par des espèces à paroi mince et très verruqueuse, les fortes granulations persistent parfois chez les espèces munies de forts épaississements ; dans ce cas leur présence pourrait être rapportée à un phénomène d'atavisme. Les Coronillées sont instructives à cet égard. L'épaississement est nul

chez les types initiaux, tels que *Coronilla, Bonaveria*. Les verrucosités se maintiennent chez les *Ornithopus compressus*, à épaississement puissant, mais limité à une face, *O. ebracteatus*, où la couche pectique atteint exceptionnellement la face dorsale, *O. perpusillus* muni d'un épaississement continu, encore bifacial. Elles se conservent chez le *Podostemma hosackioides* à épaississement centrique ou subégal, chez l'*Hippocrepis comosa* à épaississement très fort et régulier.

Les *Hallia* et le *Psoralea lathyrifolia* ont des poils à manchon très puissant et en même temps de grosses verrues cuticulaires. Le *Lotopsora villosa* vient, à cet égard encore, se placer au voisinage des *Hallia*. La plupart des *Psoralea* ont le flagellum verruqueux, mais non épaissi. Or ces trois genres, très voisins par la structure, sont également exceptionnels dans leur tribu respective. Les *Psoralea* rentreraient difficilement dans les Hédysarées, les *Hallia* moins volontiers encore dans les Galégées et le *Lotopsora villosa*, quoique déplacé parmi les Génistées ou les Trifoliées, n'a pas sa place clairement marquée dans l'une des tribus précédentes. Ces genres appartiennent donc tous trois au voisinage du point de divergence des Galégées et des Hédysarées et ce nœud est certainement peu éloigné des *Coronilla* et *Bonaveria*. La disposition exceptionnelle des *Hallia* n'est, dès lors, qu'une dérivation de celle des Coronillées inférieures.

Les poils rigides, droits ou crochus, de beaucoup d'Hédysarées et de Phaséolées n'ont pas une structure directement réductible à la précédente. Aussi l'absence d'accidents de surface, coïncidant avec l'absence d'un épaississement pectique, relève-t-elle de causes différentes. Le parallélisme qui s'est fixé parmi les Lotées d'une façon générale perd sa netteté dans les autres phylums.

Chez les Trifoliées, les verrucosités coexistent habituellement avec un épaississement fort et régulier. Faut-il voir dans la persistance des saillies l'héritage des *Parochetus* qui relient les Trifoliées aux Coronillées ? Le fait est possible. Mais à part ce trait d'union insuffisant, un abîme s'est creusé entre les deux groupes et l'on perdrait son temps à poursuivre plus loin leur enchaînement, tant qu'on n'aura pas de nouveaux jalons.

Parmi les Génistées et les Astragalées, on ne saisit pas immé-

diatement de relation entre les caractères de la cuticule et le développement de la membrane moyenne. Les granulations sont très fortes sur les poils à navette. Il est à remarquer que leur énorme épaississement dorsal est secondaire : c'est une extension du bourrelet localisé au voisinage de l'insertion du flagellum coudé, duquel dérive la navette.

De ces diverses remarques on peut conclure que le développement de fortes verrues n'est pas incompatible avec l'épaississement de la couche moyenne du flagellum, que leur coexistence n'est pas empêchée par les conditions histogénétiques de la membrane et n'entrave pas les fonctions d'ailleurs inconnues du flagellum ; mais que, néanmoins, leur balancement devient assez important, dans certaines conditions, pour avoir été l'objet d'une sélection dans le phylum des *Anthyllis*.

On trouvera la raison d'être de cette disposition dans un rôle protecteur contre la radiation. Quand la couche pectique est faible ou parfois quand, étant forte, elle appartient à des espèces fortement xérophiles, au lieu de former une couche mince tout autour, elle se masse sur une face. Une cuticule ondulée absorbe déjà certains rayons et devient synergique du renflement insuffisant. La morphologie comparée de ces organes indique donc aux physiologistes la voie à suivre pour élucider cette question.

Si nous considérons plus spécialement la forme de l'épaississement pectique, nous la voyons évoluer parmi les Génistées où les types extrêmes se rencontrent dans des espèces voisines. Chez les *Anthyllis* et chez les genres critiques avoisinant le nœud originel des Lotées, Trifoliées, Hédysarées, Galégées, l'inconstance est encore la règle. Mais dès que les tribus des Lotées et des Trifoliées sont bien définies, le type bifacial de l'épaississement pectique se fixe dans la première, le type centrique dans la seconde, au point d'y atteindre la valeur des caractères palingéniques.

VI. — Cellules épidermiques saillantes.

Les cellules épidermiques du limbe prennent, dans beaucoup d'espèces, un développement exagéré du côté externe. Parfois

même la saillie s'accentue au milieu de la face libre, en sorte que la cellule est surmontée d'une véritable papille à base circulaire. Les espèces pourvues de papilles appartiennent aux groupes les plus divers : plusieurs *Lupinus* en ont à l'épiderme ventral ; on en trouve aux deux épidermes chez les *Ludovicia, Parochetus, Amicia, Indigofera* et dans une partie des cellules des *Colutea.* Ce caractère ne dépasse guère une valeur spécifique. La courte liste qui précède offre une particularité qui saute aux yeux : elle se compose presque exclusivement de *genres aberrants.*

Sans former de véritables papilles, les cellules épidermiques sont bombées, parfois en dedans et en dehors au point de prendre un profil circulaire à peine aplati sur une faible ligne correspondant à leur contact réciproque. La saillie est très forte, légèrement conique, passant à la papille dans de rares cellules chez les *Podostemma hosackioides, Ornithopus ebracteatus* (fig. 178), *Dorycnium suffruticosum,* etc.

La face libre est arrondie chez le *Genista Sibirica,* les *Anthyllis Hermanniæ, Barba-Jovis, sericea, montana, Vulneraria* (surtout la var. *coccinea*), les *Physanthyllis, Hosackia glabra, H. argophylla, Dorycnopsis Gerardi, D. onobrychoides, Bonjeanea recta,* les *Lotus Garcini, ornithopodioides, glaucus, anthylloides, canescens, Creticus* (fig. 92) [principalement sa var. *viridescens*], *commutatus, corniculatus, tenuis, Ægeus, glinoides,* les *Coronilla coronata, Ornithopus compressus, Hammatolobium lotoides,* où la cellule est presque sphérique, l'*Hedysarum Sibiricum,* quelques *Trigonella,* les *Trifolium elegans, Astragalus tumidus, Dalea, Amorpha,* etc.

Cette disposition, qui se rattache aux nombreux facteurs de la lutte contre l'excès de la transpiration, apparaît çà et là chez les espèces charnues ou xérophiles, mais n'a pas acquis d'importance chez les Papilionacées, puisqu'elle ne s'est fixée dans aucune série étendue. On trouve même de profondes différences entre les variétés d'une espèce comme la Vulnéraire ou le *Lotus corniculatus.* Ces espèces étaient précisément les exemples choisis par A. P. de Candolle pour montrer que les espèces variables sont en même temps les plus communes, grâce à la plasticité de leur organisation, qui se prête aux modifications des circonstances

extérieures. Dans un groupe aussi nettement circonscrit que la section *Aspalathoides* du genre *Anthyllis*, nous voyons la saillie des cellules bien marquée chez l'*A. Hermanniæ,* faible chez l'*A. cytisoides,* peu appréciable chez l'*A. genistæ.* La courbure est très forte chez le *Lotus Lancerottensis* (fig. 89), à peine marquée chez les *Lotus decumbens, hispidus, Conimbricensis, glaberrimus* et nulle dans la majorité de leurs congénères.

Les accidents de surface dus à la saillie des cellules épidermiques apportent des données presque insignifiantes pour la solution de notre problème. Toutefois la position systématique des espèces qui les possèdent donne quelque poids à l'hypothèse qui y verrait des vestiges ou des rudiments. Il n'est donc pas impossible que les papilles soient rattachées un jour à une organisation mieux définie, par exemple à de véritables poils.

CHAPITRE III

MORPHOLOGIE COMPARATIVE EXTERNE

I. — Cotylédons.

Différenciés au sein de la graine, soustraits, pendant leur période de formation, à ces agents extérieurs complexes qui provoquent, chez des espèces voisines, les adaptations les plus variées dans les organes de la végétation libre, les cotylédons ont dû garder, dans leur structure et leur forme, quelque chose de cette fixité qui a permis de baser sur leur nombre la subdivision la plus naturelle des Angiospermes.

Et en effet les deux principales dispositions des cotylédons, charnus ou foliacés, se retrouvent respectivement, dans la famille des Papilionacées, chez des plantes assez nettement parentes, pour que de Candolle[1] ait pu subdiviser, d'après ce caractère, les Papilionacées en deux groupes primordiaux : *Phyllolobæ* et *Sarcolobæ*.

Godron[2] tient compte, en outre, de la situation hypogée ou épigée des cotylédons après la germination. Les sections définies par la combinaison de ces caractères correspondent précisément aux tribus admises dans le Prodrome, parmi les deux grandes divisions des Papilionacées à cotylédons charnus ou foliacés. Les cotylédons épigés sont subdivisés en foliacés (Podalyriées, Lotées) et charnus (Phaséolées) ; les hypogés en charnus (Viciées) et foliacés (Hédysarées). Nous aurions donc là des caractères d'une valeur exceptionnelle, s'il ne s'était glissé, dans ce tableau dicho-

1. A. P. de Candolle, *Prodromus*.

2. Grenier et Godron, *Flore de France*, 1848. *Papilionaceæ, auctore Godron*.

tomique, une méprise singulière : les Hédysarées en effet ne sont pas des plantes à cotylédons hypogés.

Endlicher[1] n'avait mentionné ces caractères qu'en sous-ordre : pour les Viciées, qui ont les cotylédons hypogés et pour les Phaséolées, où leur situation est inconstante.

Bentham et Hooker[2] n'ont pas cru devoir maintenir les propriétés des cotylédons dans la diagnose des groupes élevés. Cependant ils opposent l'une à l'autre deux tribus à cotylédons charnus, les Viciées et les Phaséolées, d'après la présence habituelle de cotylédons restant hypogés chez les premières, devenant exserts après la germination chez les secondes.

Ces deux ordres de caractères : carnosité ou structure foliacée, hypogéisme ou situation aérienne, relèvent essentiellement de la nature séminale des cotylédons. Les propriétés que les cotylédons acquièrent après la germination, notamment dans le cas où ils s'étalent dans l'air pour participer aux fonctions absorbantes et assimilatrices, sont plutôt liées à leur nature foliaire, lors même qu'une accélération ontogénique les fait déjà apparaître, au moins à l'état d'ébauche, dans la graine. A ce point de vue, nous ne pouvons nous dispenser d'en faire une étude sommaire, chez les tribus autres que les Viciées et les Phaséolées.

La présence ou l'absence d'articulation du limbe cotylédonaire sur son pétiole, la caducité ou la persistance de ce limbe, qui en est la conséquence, sont importantes à constater. Si l'une de ces dispositions n'est pas constante chez tous les représentants d'une des tribus admises, sa fixité peut dépasser les limites du genre et doit être prise en considération pour la constitution des phylums. C'est un caractère lié aux conditions de la vie libre de la jeune plante. Les cotylédons sont, en effet, susceptibles de prendre des positions de veille et de sommeil comme les feuilles ordinaires et, si le nyctitropisme se manifeste à un certain degré dans quelques cotylédons continus, comme je l'ai constaté chez les *Ulex Europœus, Cytisus nigricans*, etc., il est bien plus accusé quand il existe une articulation. Chez les *Tetragonolobus*, par

1. Endlicher, *Genera Plantarum*.
2. Bentham et Hooker, *Genera Plantarum*.

exemple, les cotylédons se redressent et rapprochent leurs bords supérieurs. Ils se comportent comme des feuilles hautement différenciées. L'articulation des cotylédons est donc un organe moteur. Par suite d'une accélération évolutive, ce caractère d'adaptation à la vie aérienne est ébauché d'assez bonne heure dans la graine pour n'être exposé que fort indirectement aux conséquences des actions extérieures.

Les cotylédons sont insensiblement atténués en pétiole et se dessèchent sur place chez les *Cytisus ; Ulex ; Lupinus ; Anthyllis Vulneraria; Bonaveria Securidaca; Scorpiurus; Ornithopus perpusillus, ebracteatus ; Coronilla scorpioides, minima ; Hippocrepis comosa, unisiliquosa ; Onobrychis sativa, petrœa, vaginalis, Caput-Galli, œquidentata; Hedysarum coronarium; Arachis hypogœa ; Ononis Natrix, alopecuroides, altissima ; Medicago olivœformis, orbicularis, ciliaris, murex, Sardoa, Carstiensis, lupulina, sativa, scutellata, marginata, marina, disciformis, elegans ; Trigonella hybrida,* mais non chez les *Trigonella cœrulea* et *Fœnum-grœcum* ni chez les autres Trifoliées : ils sont encore persistants chez les *Astragalus Cicer, alopecuroides, galegiformis, sulcatus, purpureus ; Caragana arborescens ; Calophaca Wolgarica; Dalea alopecuroides ; Biserrula Pelecinus ; Galega officinalis.*

Les cotylédons articulés présentent le premier degré d'acheminement vers la feuille composée, si habituelle sur la plante adulte des Papilionacées. Ces cotylédons à foliole caduque existent chez la plupart des Trifoliées : *Trigonella Fœnum-grœcum, cœrulea ; Pocockia Cretica ; Trifolium agrarium, procumbens, subterraneum, pratense, incarnatum, rubens ; Melilotus officinalis, Messanensis, speciosa;* chez les *Dorycnium, Bonjeanea, Lotus, Tetragonolobus ;* chez les *Robinia, Clianthus*. Le pétiole est généralement subcylindrique et de longueur variable; mais il est très large chez les *Tetragonolobus,* où la différenciation de l'articulation à son égard devient saisissante.

Le nombre de ces exemples est trop restreint. Pourtant, si nous considérons que des espèces prises au hasard, ou choisies parmi les types les plus divergents, nous ont offert une disposition constante dans un genre (*Trifolium, Medicago*), ou dans un groupe de genres rapprochés par les autres caractères (Lotées),

nous croyons qu'il est bon d'attirer sur ce point l'attention des botanistes qui ont l'occasion d'examiner des semis considérables. L'articulation fait défaut chez le *Trifolium arvense,* bien que le pétiole soit distinct du limbe : c'est donc un type limite, de même que l'espèce est assez exceptionnelle dans son genre ; elle est à peine ébauchée chez les *Trifolium repens* et *resupinatum.* Les cotylédons sont peu distinctement articulés chez les *Caragana arborescens* et *Altagana.* On trouve donc des transitions entre les types définis.

Les cotylédons sont dépourvus de stipules. Seulement, chez le *Dalea alopecuroides,* un faible bourrelet parenchymateux relie de chaque côté les bases des cotylédons. Sur le milieu de son étendue, chacun des bourrelets émet une petite languette simulant une stipule interpétiolaire. Un court apicule semblable existe chez le *Calophaca Wolgarica,* mais d'un seul côté où les cotylédons ont leurs gaines séparées jusqu'à la base, tandis qu'ils présentent une légère gamophyllie du côté opposé.

Les deux moitiés du cotylédon sont dissemblables chez un grand nombre de Papilionacées. Cette asymétrie résulte de l'inégalité des deux côtés de la graine, comme sir John Lubbock[1] l'indique à propos du *Laburnum.* Elle est due en même temps à la disposition accombante des cotylédons par rapport au raphé et à l'absence d'albumen.

De cette double propriété il résulte, en effet, que le bord hilaire des cotylédons se moule sur une dépression du spermoderme, tandis que le bord opposé correspond au côté saillant de la graine. L'asymétrie a son origine dans la graine ; elle reste empreinte sur la plantule germée, rappelant à la fois la forme de la graine, l'absence d'albumen et la faible adaptation de ces premiers phyllomes à la vie aérienne. Aussi atteint-elle son maximum chez les plantes où la nature embryonnaire du cotylédon l'emporte sur la nature foliaire. La plupart des cotylédons articulés sont symétriques ; tout au plus le bord correspondant au hile est-il légèrement redressé chez le *Melilotus Messanensis.* Le caractère est si peu tranché chez le *Melilotus speciosa* que parfois le bord opposé au

1. Lubbock, *Les Feuilles et les lois de leurs formes.* (*Revue générale des sciences pures et appliquées,* t. I, p. 539, 1890.)

hile est plus droit que l'autre. Il est aussi rudimentaire chez le *Trigonella Fœnum-græcum;* mais il s'accuse bien davantage sur les cotylédons inarticulés du *Trigonella hybrida.*

Dans les cotylédons inarticulés, la moitié tournée du côté du hile (je l'appellerai moitié antérieure) est généralement plus petite que la moitié postérieure. Elle est pourtant la plus grande chez le *Biserrula Pelecinus.* La modification la plus constante consiste dans une diminution de la convexité du bord antérieur ou hilaire. La courbure reste bien régulière ; mais elle est à plus grand rayon sur le bord antérieur chez l'*Hedysarum coronarium.* Plus souvent le bord antérieur devient rectiligne, soit dans sa partie moyenne (*Cytisus Adami, Bonaveria Securidaca, Ornithopus perpusillus, Caragana arborescens*), soit au voisinage du sommet (*Cytisus nigricans*), soit dans sa plus grande étendue (*Medicago Sardoa, olivæformis* et la plupart de leurs congénères — toutefois chez quelques espèces, notamment chez le *Medicago Carstiensis,* le redressement est à peine indiqué — *Astragalus galegiformis, purpureus*). Si les cotylédons s'allongent, comme chez les *Coronilla scorpioides* et *minima* où ils sont spatulés, le bord postérieur n'a qu'une faible courbure ; l'aplatissement du bord antérieur est peu sensible. Toute différence s'efface quand le cotylédon devient longuement linéaire (*Hippocrepis comosa* et surtout *unisiliquosa*) ou subcylindrique (*Scorpiurus vermiculata* et *subvillosa*). Chez le *Biserrula Pelecinus,* le bord hilaire forme dans ses deux tiers supérieurs une ligne droite plus écartée de la nervure médiane au sommet qu'à la base. Pour se raccorder avec le bord demi-elliptique de la moitié postérieure du limbe, il fait en bas un angle obtus et se prolonge jusqu'au pétiole par une autre ligne droite ; il se coude brusquement en haut pour se continuer avec le bord supérieur aussi presque droit. Sans être aussi saillant dans la partie supérieure, le cotylédon de l'*Astragalus sulcatus* présente le même angle obtus vers la base du bord antérieur.

La rectitude fait place à une légère concavité dans beaucoup d'exemplaires d'*Anthyllis Vulneraria; Onobrychis sativa, æquidentata, vaginalis, petræa, Caput-Galli; Medicago murex ; Calophaca Wolgarica.* La concavité est bien plus marquée chez le

Lupinus varius ; elle y occupe les deux tiers inférieurs du limbe et fait place brusquement à une légère convexité, en sorte que le bord antérieur a sensiblement la forme d'une faucille. Chez le *Lupinus polyphyllus,* la concavité générale se complique d'une échancrure correspondant à l'angle saillant du *Biserrula.* Le cotylédon du *Lupinus arboreus* a ses deux moitiés beaucoup moins inégales. On trouve même bon nombre d'exemplaires dont le bord antérieur est entièrement convexe ; mais sur d'autres le quart supérieur présente, quoique à un faible degré, l'échancrure de l'espèce précédente. Chez le *Lupinus luteus* le bord antérieur, régulièrement excavé dans toute son étendue, aboutit à une petite dent saillante comparable à la limite inférieure de l'échancrure restreinte du *Lupinus polyphyllus,* mais ramenée à la naissance du pétiole dans lequel elle s'atténue directement.

La forme et la nervation du limbe cotylaire du *Lupinus luteus* sont presque identiques à celles d'une foliole de *Bauhinia rufescens* figurée par M. Clos[1] comme un type montrant avec une parfaite évidence une dimidiation de la feuille par lobation. Cette conclusion est basée sur la morphologie comparée : parmi les espèces congénères on saisit en effet tous les passages entre cette paire de folioles asymétriques et une paire terminale plus ou moins profondément échancrée, ou même presque entière, chez le *Bauhinia emarginata* par exemple. Ici le même procédé nous révèle une disposition analogue atteinte par une marche inverse. La position systématique des Légumineuses ne nous autorise pas à considérer la monocotylie comme un état primitif, d'où dériverait directement une paire de cotylédons indépendants et individuellement symétriques en passant par les formes irrégulières et incomplètement séparées. Il est donc certain qu'un tout autre ordre de phénomènes peut provoquer une modification morphologique semblable à celle qui est, pour M. Clos, un signe évident de dimidiation. Je ne conteste pas, notons-le bien, la possibilité de la théorie émise par M. Clos, ni son application au cas des *Bauhinia,* car le même résultat peut être réalisé par des procé-

1. Clos. *De la Dimidiation des organes dans le règne végétal.* (*Association française pour l'avancement des sciences.* Congrès de Toulouse, 1887, 2e partie, p. 663.)

dés opposés. Je constate simplement un fait : l'explication ne s'applique pas à tous les cas et ne possède par conséquent pas l'évidence qui lui est attribuée. Quant à une démonstration rigoureuse, je ne crois pas que, ni M. Clos, ni aucun autre botaniste en ait fourni jusqu'ici les éléments. Au contraire les preuves abondent d'une symétrie perdue par un phénomène inverse, celui de l'agrégation. M. Clos lui-même nous en donne d'excellents exemples, notamment à propos des stipules qui « par leur position de chaque côté de la feuille » (on pourrait ajouter : par suite de leur association avec la feuille) « ont fréquemment une tendance à perdre la symétrie binaire et à voir prédominer une de leurs moitiés ». Il est clair, d'après cet énoncé même, qu'il n'y a là qu'une « pseudo-dimidiation » par avortement, ou mieux par transfert de la symétrie du membre simple au complexe. Nous retrouvons aussi, dans les cotylédons asymétriques des Papilionacées, un certain degré de gamophyllie.

Les pétioles des cotylédons asymétriques sont d'ordinaire concrescents à la base, mais beaucoup plus du côté convexe : en sorte que l'on voit, du côté de la concavité, une échancrure dans la base engaînante des cotylédons. La symétrie foliaire perdue pour chaque composante se retrouve dans l'ébauche de membre agrégé constitué par leur association. Parfois la gamocotylie se complète et il n'y a plus qu'un cotylédon double dont les deux bords sont plans ou concaves (*Calophaca*). L'unique plan de symétrie du système cotylaire est perpendiculaire à ce que l'on nomme communément le plan médian de l'embryon, mais se confond avec le plan médian du tégument séminal et de l'ovule. Lors même que la gamophyllie est limitée à la base, les deux cotylédons se comportent, au point de vue phyllotaxique, comme un membre unique et déterminent le lieu d'apparition de la première feuille. Celle-ci naît, en effet, presque toujours du côté de l'échancrure, c'est-à-dire entre les deux bords rectilignes ou concaves des cotylédons, bien que ceux-ci, en s'étalant, tournent leur limbe précisément du même côté. J'ai pourtant vu un exemplaire de *Calophaca Wolgarica,* chez qui la première feuille sortait du côté postérieur ; mais, dans ce cas, la seconde feuille la suivait de très près, au point de lui être subopposée. Comme les autres exemplaires du

semis, munis d'un entre-nœud allongé, présentaient la disposition normale, on pouvait logiquement interpréter l'anomalie dans le sens d'une sortie prématurée de la seconde feuille. Le lieu d'insertion de la première feuille se conserve aussi quand les cotylédons, plus franchement foliacés, sont individuellement zygomorphes. La plantule munie d'une feuille primordiale reste donc symétrique par rapport au plan médian de l'ovule. C'est encore du côté du hile qu'apparaît la première feuille quand les cotylédons, hypogés, restent déjetés du côté opposé de la tigelle. C. Nägeli[1] avait déjà fait une remarque analogue à propos du *Lathyrus odoratus :* « Les cotylédons sont un peu déjetés d'un côté. La feuille primordiale inférieure se place dans le large espace, la seconde dans le petit. » La deuxième feuille est distique par rapport à la première et même lui devient subopposée, quand les premiers entre-nœuds sont courts. Si le premier entre-nœud épicotylé s'allonge, il peut y avoir deux feuilles primordiales opposées, d'ailleurs disposées dans le même plan que les feuilles distiques des cas précédents. Mais souvent alors les cotylédons sont asymétriques. C'est donc un caractère des Papilionacées d'avoir une plantule *symétrique:* constamment *par rapport au plan médian de l'ovule,* même après la naissance des deux premières feuilles, et d'ordinaire par rapport à ce plan seulement, même avant le développement de la gemmule. *Le plan dit médian de l'embryon n'y est que par exception un plan de symétrie.* C'est aussi un caractère assez général, dans la famille, de former *la première feuille du côté du hile.*

La localisation constante de la première feuille est assez surprenante chez les espèces à cotylédons symétriques. On peut y voir un phénomène d'atavisme et le maintien de la disposition qui, dans la souche de la famille, était nécessitée par la gamocotylie.

Une autre interprétation est proposée dans deux Mémoires remarquables, bien oubliés aujourd'hui. Steinheil explique d'une façon ingénieuse la localisation des premières feuilles des Papilionacées dans le plan perpendiculaire à celui des cotylédons.

1. C. Naegeli, *Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik.* Erstes Heft. Leipzig, 1858.

Ayant observé [1] une plantule de Lierre à cotylédons soudés et formant le premier terme du distique normal des feuilles, il conclut que l'état habituel des feuilles de cette espèce résulte de la soudure à chaque nœud de deux feuilles qui devraient être opposées. Reprenant cette question [2], il ajoute : « Beaucoup de Dicotylédones présentant des feuilles alternes distiques, il était rationnel d'admettre que celles-ci se comportent comme si les cotylédons s'étaient soudés et qu'elles étaient alternes par soudure : ainsi devait s'expliquer la phyllotaxie des *Papilionacées,* des Ombellifères, des Polygonées, etc. » J'ignorais cette théorie de la gamophyllie de Steinheil, quand j'ai étudié les bourgeons agrégés des Composées et des Ombellifères. En démontrant la gamogemmie, j'avais tiré comme corollaire de mon étude la gamophyllie. Je m'empresse de restituer cette vue à son auteur avec la consécration de la méthode anatomique, qui l'a fait sortir du domaine de l'hypothèse. Pour ce qui concerne le Lierre, j'ai observé une anomalie qui confirme singulièrement les prévisions de Steinheil. Dans les rameaux dressés, les feuilles entières, disposées en spirale avec la divergence 2/5, ne reçoivent de faisceaux que d'un faible secteur de la tige et leurs bourgeons axillaires résultent de l'agrégation de trois éléments gemmaires seulement. Dans les rameaux appliqués, les feuilles lobées et distiques sont embrassantes et leurs gamogemmes sont formées par la concrescence de cinq ou sept bourgeons élémentaires. A la base d'un rameau distique, j'ai observé, par exception, deux feuilles entières, sorties prématurément tout près de l'insertion ; elles étaient opposées et situées de chaque côté du rameau, perpendiculairement au plan du distique ; la feuille suivante, opposée à la tige-mère, avait deux limbes entiers, mais un seul pétiole ; celle du troisième nœud était distique avec la précédente, normale et lobée, et les suivantes continuaient régulièrement la série. La forme des feuilles inférieures, leur opposition, leur insertion dans le plan perpendiculaire au plan de symétrie commun à toutes les autres feuilles du rameau, le type

1. Steinheil, *Quelques Observations sur la théorie de la phyllotaxis et des verticilles.* (*Annales des sciences naturelles.* Botanique, 2e série, t. IV, 1835.)

2. Steinheil, *Observations sur quelques feuilles opposées qui deviennent alternes par soudure.* (*Annales des sciences naturelles,* 2e série, t. XIX, 1843.)

intermédiaire offert par la feuille du second nœud, montraient que la paire inférieure était l'équivalente d'une seule feuille ordinaire des rameaux appliqués et résultait du défaut de l'agrégation normale. La seule modification à faire subir à l'opinion de Steinheil, c'est que les composantes de la feuille du Lierre sont en nombre supérieur à deux.

La gamophyllie est moins évidente chez les Papilionacées, puisqu'elle n'est pas corroborée par la gamogemmie. Nous verrons pourtant que plus d'un argument parle en sa faveur. Ainsi chez les Phaséolées dont les feuilles primordiales sont opposées, les feuilles suivantes se placent dans le plan des cotylédons. De plus l'agrégation y est souvent incomplète. Il est donc probable que la paire de feuilles primordiales opposées est équivalente de la feuille unique des autres nœuds. La course des faisceaux parle dans le même sens.

Le limbe des cotylédons asymétriques s'atténue en un pétiole parfois assez long, notamment chez les *Medicago*. On peut même considérer comme réduits au pétiole les cotylédons aciculaires des *Hippocrepis* et des *Scorpiurus*, ou plus exactement, ce sont des modifications faibles, acheminant le type primitif du phyllome non différencié plutôt vers la disposition du pétiole que vers celle du limbe.

Ailleurs le limbe est sessile ou à peu près (*Ulex*, *Hedysarum*, etc.). Ce caractère devient constant dans les cotylédons des Phaséolées, aussi bien chez les genres où ils demeurent, pour ainsi dire, à l'état de simple moulage du spermoderme (*Phaseolus*, *Lablab*, *Dolichos*, etc.), que chez ceux où ils prennent un aspect un peu plus foliacé (*Soja hispida*).

II. — Feuilles primordiales.

Les Papilionacées présentent fréquemment, à la suite des cotylédons, une ou deux feuilles nettement distinctes des appendices suivants et nommées feuilles primordiales. C'est un fait depuis longtemps connu. Divers auteurs ont songé à tirer de leur disposition ou de leur forme des données applicables à la classification.

A. *Phyllotaxie.* — Endlicher fait de l'opposition des feuilles primordiales un caractère général des Papilionacées. Il dit en effet dans la diagnose de l'ordre : « *Folia primaria opposita, reliqua alterna.* »

Grenier et Godron restreignent cette définition à quelques groupes secondaires : à la tribu des Phaséolées et à la sous-tribu des Galégées, qu'ils opposent par là à deux autres sous-tribus de la même tribu des Lotées : les Trifoliées et les Astragalées. Pour ce qui est des Phaséolées, cette manière de voir a été confirmée par les observations ultérieures. Bentham et Hooker disent aussi de cette tribu : « *Folia primordialia, ubi nota, opposita.* » C'est d'ailleurs l'unique mention qu'ils font de ce caractère.

En ce qui concerne les Galégées, les auteurs de la *Flore de France* se sont mépris sur la valeur de l'opposition des feuilles primordiales. Le *Psoralea bituminosa* présente, il est vrai, deux feuilles primordiales, unifoliolées et opposées; mais le genre *Psoralea* est à l'extrême limite des Galégées, si même il ne l'a pas déjà franchie. Le *Dalea alopecuroides* a ses premières feuilles munies de 5 folioles longuement séparées l'une de l'autre. Nous ne trouvons donc pas de feuilles primordiales opposées, même en admettant que le nom de feuilles primordiales convienne à des membres si compliqués et si analogues aux feuilles définitives. Le *Robinia Pseudacacia* n'a qu'une feuille primordiale unifoliolée ; la seconde feuille, d'ordinaire trifoliolée, en est séparée par un entrenœud d'une certaine étendue. Chez le *Galega officinalis*, les premières feuilles naissent fort rapprochées. Pourtant il est rare que l'allongement de la tige n'amène pas une séparation notable entre les deux feuilles qui succèdent aux cotylédons. Lors même que ces feuilles restent subopposées, l'une d'elles peut seule être considérée comme primordiale, car l'autre possède 3, plus rarement 2 folioles. Dans un semis de *Clianthus Dampieri*, les plants les plus vigoureux avaient la deuxième feuille trifoliée et séparée de la première feuille unifoliolée par un entre-nœud très net. Plus tard seulement se montraient les feuilles multijuguées. Les échantillons délicats possédaient deux ou trois feuilles unifoliolées, très grêles et rapprochées au point de simuler parfois une première paire de feuilles opposées. L'activité de la végétation exerce donc

une influence sur l'apparition du type définitif des feuilles et sur les relations morphologiques ou phyllotaxiques de la feuille initiale avec les suivantes.

Si nous passons aux sous-tribus définies par les feuilles primordiales alternes, nous n'y trouvons pas moins d'inconstance. Le *Biserrula Pelecinus* a la première feuille trifoliolée, les suivantes plus riches en pinnules. Les entre-nœuds sont si courts à la base, que les deux premières feuilles simulent l'opposition, plus parfaitement que cela n'arrive d'ordinaire chez le *Galega*. Le *Calophaca Wolgarica* a au moins deux feuilles à foliole unique, mais jamais franchement opposées. Chez beaucoup d'*Astragalus*, les deux feuilles inférieures, mal caractérisées d'ailleurs comme feuilles primordiales, se détachent du même niveau; mais la première, insérée du côté du hile, se distingue immédiatement à ce que ses stipules embrassent la feuille suivante. L'opposition fait défaut aux feuilles trifoliolées qui suivent les cotylédons du *Caragana arborescens* ; mais le *Caragana Altagana* offre une grande inconstance à cet égard : tantôt toutes les feuilles sont également écartées, tantôt les deux premières paires sont opposées-décussées, tantôt les deux feuilles initiales sont opposées, et les suivantes, tout en étant alternes, sont rapprochées deux à deux, comme si elles faisaient partie de deux spirales indépendantes, ayant respectivement leur point de départ dans un cotylédon.

L'alternance est généralement évidente chez les Trifoliées et, de plus, la première feuille y est seule munie d'une foliole unique. Pourtant on voit, çà et là, surtout sur les exemplaires chétifs, derniers-nés des semis, deux feuilles primordiales issues d'un même nœud. Sur une plantule de *Trifolium rubens*, la tige principale était restée rudimentaire; elle avait fourni seulement deux feuilles opposées unifoliolées et une feuille trifoliolée. Les bourgeons axillaires des cotylédons avaient donné deux rameaux vigoureux; l'un d'eux portait, tout près de son insertion, deux feuilles opposées, concrescentes par la base de la gaîne, dont une unifoliolée, l'autre trifoliolée. J'ai observé un pied de Luzerne avec deux feuilles primordiales à limbe unique; bien qu'elles ne fussent pas rigoureusement insérées sur le même

plan, ces feuilles simulaient l'opposition à tel point, qu'une anastomose s'était établie entre leurs faisceaux stipulaires, à travers la lame parenchymateuse qui unissait leurs gaînes.

Sans multiplier davantage les exemples, nous voyons que l'importance attribuée par Grenier et Godron à la disposition des feuilles primordiales pour distinguer les sous-tribus des Lotées est illusoire. Les feuilles inférieures sont le plus souvent alternes dans ces diverses sections, et les causes accidentelles qui peuvent en altérer la phyllotaxie se manifestent aussi bien chez les Trifoliées, les Astragalées et les sections voisines, que chez les Galégées. Que ces actions spéciales aient pu influencer assez fortement l'évolution de certains groupes pour maintenir une disposition que nous avons rencontrée seulement à titre d'anomalie : on n'a pas de raison pour en douter *a priori ;* mais en tout cas ce caractère n'était pas fixé chez les types précurseurs des Galégées comme il a dû l'être chez les ancêtres immédiats des Phaséolées. S'il existe des genres à feuilles primordiales opposées constamment et normalement chez les Galégées, on n'y peut voir qu'une propriété d'apparition récente, un caractère cénogénique, tandis que, chez les Phaséolées, c'est un caractère palingénique et, par suite, dominateur.

Chez les Génistées, les premières feuilles sont, réellement ou apparemment, opposées dans les genres *Cytisus, Lupinus.* Nägeli[1] a déjà décrit l'opposition des feuilles primordiales, et le passage à l'alternance dans les nœuds suivants, chez les *Lupinus luteus* et *Lehmanni.* Mais ce ne sont pas de vraies feuilles primordiales. Cette tribu mérite d'être examinée à cet égard ; toutefois elle se rattache trop indirectement à mon sujet pour que je m'y arrête.

B. *Différences spécifiques.* — L'existence même des feuilles primordiales est un caractère plus notable que leur phyllotaxie. Nous devons nous arrêter sur ce terrain avec d'autant plus d'attention qu'on n'a guère songé jusqu'ici à y chercher des indications sur les affinités des plantes et encore bien moins sur la filiation.

1. C. Nægeli, *Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik.* Erstes Heft. Leipzig, 1858.

La famille des Papilionacées offre, suivant les exemples considérés, tous les termes entre des feuilles primordiales totalement absentes et les feuilles primordiales parfaitement individualisées, fixées dans des séries étendues. Si nous ne devons pas toujours y chercher des moyens de consolider les barrières infranchissables établies par les classificateurs entre les groupes de divers ordres, nous trouvons, dans les feuilles primordiales des Papilionacées, un organe en pleine évolution et, par suite, très apte à fournir des renseignements sur la généalogie de la famille. L'intérêt tout spécial qui s'attache, à cet égard, à la formation des feuilles primordiales n'avait pas échappé à la sagacité de Ch. Darwin ; nous aurons à lui emprunter plusieurs observations.

Pour que l'appendice qui suit les cotylédons mérite le nom de feuille primordiale, il faut d'abord qu'il diffère des feuilles de la plante adulte. Il faut en outre qu'il y ait un changement brusque entre son organisation et celle de la feuille suivante, ou bien, s'il y a plusieurs feuilles primordiales, que le même hiatus existe entre celles-ci et les feuilles ordinaires.

Chez les *Cytisus nigricans, Adami,* il n'y a pas de feuille primordiale, parce que, dès le début, se montre l'appendice trifoliolé propre à ces espèces. Il n'y a pas non plus de feuille primordiale chez l'*Ulex Europæus.* Et pourtant les premières feuilles ne ressemblent pas aux feuilles adultes ; mais elles s'en distinguent par l'absence d'une altération du type normal. Au lieu de devenir épineuses, elles sont trifoliolées, conformément au type habituel dans la famille. Ce fait est connu depuis longtemps et mentionné dans les *Éléments* de M. Duchartre. Il a été étudié par Webb[1], par MM. Hildebrand[2] et Clos[3]. Sir John Lubbock[4] a rappelé récemment que les 4 ou 6 premières feuilles sont munies de 3 folioles. La transformation des feuilles en piquants est retardée

1. Webb, *Observations sur le groupe des Ulicinées.* (*Annales des sc. nat.,* 2e série, t. XVII, p. 282.)

2. Hildebrand, *Ueber die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche in Alter vom vegetativen Character ihrer Verwandten abweichen.* (*Flora,* 1875, nos 20, 21.)

3. Clos, *Des Organes intermédiaires entre la racine et la feuille.* (*Mémoires de l'Acad. de Toulouse,* 8e série, t. IV, 1882.).

4. Lubbock, *Flowers, fruits and leaves.* London, 1886.

chez les exemplaires malingres. Ainsi, sur le sol ingrat des landes bretonnes, des plants d'*Ulex Europæus,* observés par Lawson[1], avaient à la base jusqu'à 20 feuilles trifoliolées. La dégénérescence des rameaux en piquants est encore plus tardive que celle des feuilles. C'est certainement par suite d'une erreur de copie que cette plante est citée, dans le Traité de M. Van Tieghem, comme exemple d'espèce à feuille primordiale simple.

Ce qu'il faut retenir de cette observation, c'est que les premières feuilles échappent parfois aux influences qui provoquent, dans l'appareil végétatif, des adaptations spéciales. Une remarque analogue a été faite par M. Hildebrand[2] au sujet des Mimosées phyllodiques. L'*Acacia alata* a d'abord des feuilles simplement pennées comme les Papilionacées, puis des feuilles bipennées; les phyllodes apparaissent tardivement.

Les Lupins se rapprochent des autres Génistées. La première feuille a 7 folioles chez le *Lupinus varius;* les deux premières en ont 5 chez les *Lupinus polyphyllus, luteus* et le nombre des folioles s'augmente d'une ou de deux unités aux suivantes. Le type définitif y est donc réalisé d'emblée, malgré une différence de degré résultant du nombre moindre des folioles.

La première feuille de l'*Ornithopus perpusillus* a souvent 13 folioles. Le nombre 5 est assez constant pour celle de l'*Hippocrepis unisiliquosa,* du *Bonaveria Securidaca,* du *Dalea alopecuroides.*

Chez l'*Hippocrepis comosa,* le *Biserrula Pelecinus,* les *Caragana Altagana, C. arborescens,* les *Astragalus Cicer, galegiformis, sulcatus, purpureus,* la première feuille est trifoliolée : ce qui semble tout d'abord un type bien distinct de la feuille multijuguée ; mais les feuilles suivantes ont, soit le même nombre, soit un nombre graduellement croissant de folioles jusqu'à la réalisation du type définitif, en sorte que, là encore, il n'y a pas de feuille primordiale.

Les folioles organisées en stipules secondaires dans la feuille des *Lotus, Dorycnium,* etc., font défaut aux premiers appendices ; mais ces annexes apparaissent irrégulièrement et isolément sur

1. Lawson, cité par Duchartre.
2. *Loc. cit.*

des feuilles plus élevées, en sorte que les premières feuilles, trifoliolées, diffèrent du type habituel sans appartenir à une période ontogénique individualisée. Les *Tetragonolobus purpureus, Requienii* ont des stipules secondaires dès l'origine ; mais leurs premières feuilles ne sont pas comparables à celles des *Lotus corniculatus, tenuis,* etc., attendu que la tige principale avorte ; les premières feuilles appartiennent à des rameaux nés au niveau du nœud cotylaire, non cependant à l'aisselle des cotylédons. Le *Tetragonolobus siliquosus* présente la même anomalie ; seulement le rameau qui usurpe la place de la tige principale est unilatéral et moins déjeté en dehors de l'axe que ceux des autres *Tetragonolobus.* L'organisation prématurée des stipules secondaires des *Tetragonolobus* peut tenir aussi à l'intégration du type stipulaire, plus complète dans les préfolioles de ce genre que dans celles des *Lotus.* Voilà sans doute pourquoi le *Lotus ornithopodioides,* qui a aussi les rameaux inférieurs déviés de l'axe, manque assez souvent de stipules secondaires aux premières feuilles.

Les *Anthyllis, Hymenocarpus, Coronilla scorpioides, C. minima* ont des feuilles initiales simples : les feuilles suivantes se compliquent peu à peu : il n'y a pas de vraies feuilles primordiales. La simplicité primitive se maintient indéfiniment chez les *Scorpiurus.*

La distinction de deux feuilles primordiales opposées et à limbe unique à l'égard des feuilles trifoliolées est parfaite et constitue un caractère palingénique chez les Phaséolées. Sir John Lubbock[1] la signale chez le *Clitoria ternata.* Je l'ai constatée dans les genres *Phaseolus, Soja, Lablab, Dolichos.* Ce sont bien, en général, des feuilles composées : non seulement elles ont des stipules souvent connées, mais, de l'articulation qui sépare le rachis du pétiolule se détache une paire de stipelles dans la plupart des plantules de *Phaseolus multiflorus,* et une ou deux de ces émergences dans les sujets vigoureux de *Phaseolus vulgaris.* Pourtant les feuilles primordiales du *Dolichos melanophthalmus* sont simples, car le pétiole, court et inarticulé, a dans toute son étendue les caractères d'un pétiolule.

Le *Psoralea bituminosa* a les feuilles primordiales opposées,

1. LUBBOCK, *Phytobiological Observations.* Oct. 1886.

unifoliolées comme les Phaséolées. Il serait intéressant de savoir ce qui se passe chez les Æschynoménées, Adesmiées, Stylosanthées qui se montrent, à d'autres égards, les alliés du *Psoralea*. Les *Hallia*, qui sont ses plus proches parents, ont les feuilles définitives unifoliolées ; il est probable que les premières n'en diffèrent pas, si ce n'est par l'opposition. N'ayant pas eu à ma disposition de plantules de ces espèces, je ne puis attacher aux feuilles primordiales des *Psoralea* qu'une valeur négative, en ce sens qu'elles offrent une discordance avec les Galégées.

Une feuille primordiale unifoliolée n'est pas moins nettement individualisée dans la tribu des Trifoliées. C'est un fait constaté chez les *Medicago* (*M. disciformis, elegans, Helix, olivæformis, sativa, lupulina, scutellata, marginata, marina, ciliaris, orbicularis, murex, Sardoa*), *Melilotus* (*M. officinalis, speciosa, albus, Messanensis*), *Trigonella* (*Tr. Fœnum-græcum, cærulea, cancellata, hybrida*), *Pocockia* (*P. Cretica*), *Trifolium* (*T. arvense, subterraneum, incarnatum, repens, resupinatum, agrarium, procumbens, rubens, pratense*).

Les *Ononis*, genre aberrant dans la tribu, présentent aussi une première feuille à limbe unique ; mais cette disposition, au lieu de disparaître brusquement à un stade défini, c'est-à-dire dès la deuxième feuille, se prolonge sur plusieurs des suivantes (*O. altissima*) ou même durant toute la vie, soit que l'axe reste simple, comme chez l'*O. alopecuroides*, soit qu'il se ramifie, comme chez l'*O. variegata*. Boissier[1] a figuré un *Ononis Cephalotes* dans lequel les feuilles sont réduites à la gaîne au bas de la tige et des rameaux. Il serait curieux de savoir si cette disposition se trouve dès le début comme chez les Viciées.

Des espèces trifoliolées appartenant à d'autres tribus se comportent d'une façon analogue. Les *Hedysarum flexuosum, elegans, coronarium, Desmodium paniculatum*, ont plusieurs feuilles unifoliolées et les suivantes ont en outre une foliole unilatérale très petite. Ch. Darwin[2] a montré combien cet état d'imperfection peut se prolonger chez le *Desmodium gyrans*.

1. BOISSIER, *Voyage d'Espagne*, tab. 47.

2. DARWIN, *La Faculté motrice chez les plantes* (trad. française, p. 364-366. 1882).

Plusieurs espèces classées parmi les Galégées ont aussi des feuilles à limbe unique, avant de réaliser la disposition imparipennée. Le *Robinia Pseudacacia* a une feuille primordiale à limbe large ; la suivante a déjà 5, plus rarement 3 folioles. Le *Galega officinalis* a presque constamment 3 folioles à la seconde et à la troisième feuille, 5 à la quatrième, 7 ou 8 à la cinquième, 7 à 10 à la sixième. La distinction de la feuille primordiale y est déjà moins nette. Le plus souvent, la deuxième feuille du *Clianthus Dampieri* ressemble à la première. Le *Calophaca Wolgarica* a 2 ou 3 feuilles unifoliolées.

Chez la majorité des Viciées, les deux premières feuilles, écartées par un long entre-nœud, sont réduites à la gaîne ; la suivante a 2 folioles et un court apicule terminal. Le développement de l'apicule en vrille et l'apparition des folioles complémentaires s'effectuent peu à peu. M. Hildebrand[1] a montré, en outre, que les premières feuilles des Viciées diffèrent des feuilles définitives par le défaut des décurrences qui rendent la tige ailée. Ce retard dans l'apparition d'une complication cénogénique n'est pas limité aux membres imparfaits auxquels seuls convient le nom de feuilles primordiales. Les deux feuilles sans limbe des Viciées appartiennent à un stade bien limité de l'ontogénie et leur aspect est assez spécial pour nous autoriser à y voir un type particulier de feuilles primordiales.

En dehors de la réduction du nombre des folioles, les feuilles inférieures diffèrent souvent des suivantes par la forme du limbe. La feuille primordiale a le limbe large chez des Trèfles à folioles allongées, comme le *Trifolium rubens,* obtus et profondément échancré chez la Luzerne. Les dents sont souvent rudimentaires. Chez le *Medicago marginata,* la feuille primordiale a sa foliole entière, charnue ; les dents restent petites dans les feuilles suivantes, en même temps que l'épaisseur de la feuille descend peu à peu jusqu'au degré normal.

Les stipules persistent dans les feuilles primordiales sensiblement avec les mêmes caractères que dans les feuilles ordinaires. Quand elles sont réduites à des émergences tanifères, comme chez

1. HILDEBRAND, *loc. cit.*

les *Lotus, Bonjeanea, Dorycnium,* il en est déjà de même sur les premières feuilles. Chez l'*Anthyllis Vulneraria,* dont les feuilles radicales sont en partie munies de stipules typiques, par suite du développement d'un appendice assimilateur sous chaque glande tanifère, les stipules des feuilles qui suivent les cotylédons sont rudimentaires, comme celles des feuilles caulinaires. Chez les Viciées, où tout le reste avorte, les stipules restent normales dans les feuilles primordiales.

Contrairement aux vraies stipules, les préfolioles stipuliformes des *Lotus, Bonjeanea, Dorycnium* manquent aux premières feuilles, comme elles disparaissent des bractées. Il est à noter que les *Tetragonolobus* et le *Lotus ornithopodioides,* qui ont déjà des stipules secondaires sur les feuilles inférieures, par suite de l'accélération évolutive qui supprime les vraies feuilles primordiales, les perdent, comme les genres précédents, au voisinage des fleurs.

Les stipelles sont très apparentes dans la feuille primordiale unifoliolée des *Robinia,* du *Phaseolus multiflorus,* etc.

C. *Variations individuelles.* — Chez beaucoup de Papilionacées, la forme des feuilles primordiales varie d'un individu à l'autre. Cette inconstance révèle des passages entre les divers types.

La première feuille de l'*Onobrychis petræa* présente à peu près indifféremment une ou deux, plus rarement trois folioles. Dans un semis d'*O. æquidentata,* les deux tiers des plantules ont trois folioles ; un quart en a une seule, et quelques-unes en ont deux. La proportion des premières feuilles trifoliolées est encore plus forte chez l'*O. vaginalis* où l'infime minorité a une feuille à 1 ou 2 limbes. Inversement le nombre des feuilles unifoliolées devient très élevé chez l'*O. Caput-Galli* et la distinction de la feuille primordiale offre peu d'exceptions chez l'*O. sativa.* Dans tous les cas, la deuxième feuille a trois folioles. Elle est subopposée à la première ; mais tantôt elle en est contemporaine, tantôt elle ne sort qu'après l'épanouissement complet de la première. Or c'est précisément dans le cas où une interruption de la végétation sépare l'apparition des deux premières feuilles que la feuille primordiale est unifoliolée. Les feuilles trifoliolées se développent simultanément ; les feuilles initiales à deux folioles

sont légèrement en avance sur la seconde feuille. La différenciation de la feuille primordiale est clairement liée, dans le genre *Onobrychis*, à la faiblesse de la végétation du début.

Darwin[1] a mentionné la fréquence de la disposition trifoliolée dans la première feuille du *Trifolium Pannonicum*, tandis que certaines plantules offraient des feuilles primordiales à foliole unique ou des formes intermédiaires. Il croyait y voir un rare exemple d'empiétement graduel d'une structure propre à un âge avancé sur une condition plus ancienne ou embryologique. Mais, d'après les données de la morphologie comparée, on peut voir dans ce cas une simple régression atavique vers le type trifoliolé primitif.

Un retour analogue se présente accidentellement, chez les espèces normalement munies d'une feuille primordiale unifoliolée. J'ai rencontré deux plantules robustes de *Trifolium rubens*, très étroitement enchevêtrées par leurs racines multiples dès le niveau du collet. Les deux tiges divergeaient en faisant avec la verticale un angle d'environ 15°. Les deux plantules avaient leurs plans médians confondus et leur première feuille du même côté. Par conséquent, elles avaient été orientées de la même façon dans la graine et il y a tout lieu de supposer qu'elles provenaient de la même graine polyembryonnaire. Il n'y avait aucune greffe entre les deux plantules, malgré l'intrication des racines. En revanche, des pieds très grêles de la même espèce et du *Trifolium procumbens* avaient deux feuilles unifoliolées. J'ai fait la même observation sur un pied de Luzerne, dont la seconde feuille était sortie prématurément presque en face de la première. Dans des exemplaires chétifs de *Pocockia Cretica*, les trois folioles de la deuxième feuille étaient concrescentes en une pièce légèrement trilobée.

Dans un semis de *Clianthus Dampieri*, le premier-né n'avait qu'une feuille primordiale unifoliolée, la suivante trifoliolée. Le second plant avait deux feuilles à limbe unique. Encore la foliole de la première feuille était-elle munie de deux échancrures indiquant un vestige de trilobation. Un exemplaire malingre avait

1. Darwin, *La Faculté motrice* (trad., p. 417).

deux feuilles unifoliolées et la troisième bifoliolée. Deux exemplaires encore plus grêles avaient chacun trois feuilles unifoliolées. Ici encore la faiblesse de la végétation au début étend le stade caractérisé par les feuilles primordiales.

Au lieu des trois folioles habituelles, la première feuille du pied le plus vigoureux d'un semis d'*Astragalus galegiformis* en avait cinq, et la première feuille du suivant avait, à la base de la foliole terminale, le rudiment unilatéral d'une seconde paire. Inversement, des exemplaires malingres d'*Astragalus Cicer* avaient seulement deux folioles à la première feuille, par avortement, tantôt d'une pièce latérale, tantôt de la terminale.

Chez le *Dorycnium suffruticosum,* les deux premières feuilles, opposées ou à peu près, ont trois folioles. A partir de la troisième apparaissent, au moins d'un côté, les folioles complémentaires, homologues des stipules secondaires des *Lotus*. Sur un plant très fort, la seconde feuille avait déjà quatre appendices; sur des plants grêles, le nombre trois se maintient dans la troisième et même dans la quatrième feuille.

Le *Bonjeanea recta* présente parfois, à côté de la tige principale, deux rameaux, axillaires des cotylédons, déjetés tous deux du côté opposé au hile, tandis que la tige est du côté du hile. La première feuille de la tige, dans ce cas, aussi bien qu'en l'absence de bourgeons cotylaires, est dépourvue de stipules secondaires. Les rameaux axillaires des cotylédons peuvent avoir des feuilles semblables; mais souvent ils portent, dès la base, des feuilles du type habituel. On peut aisément se représenter, d'après cela, comment le type des *Tetragonolobus* s'est substitué au type des *Lotus,* par suite de la suppression de l'axe principal.

Chez le *Lotus ornithopodioides,* il n'y a, le plus souvent, qu'une tige déjetée latéralement (probablement un rameau) à feuilles toutes normales. Chez des individus portant cinq et sept tiges au nœud cotylaire, toutes les feuilles étaient encore normales. Parmi eux se trouvait un pied plus grêle à six tiges, dont les deux plus fortes avaient une feuille sans stipules secondaires. Un autre pied enfin, ayant, comme ceux du *Bonjeanea,* trois tiges, dont deux axillaires des cotylédons, ne portait une feuille simplement trifoliolée que sur la troisième tige.

Des feuilles réduites se montrent, en dehors du premier stade ontogénique, dans les régions dont la vigueur est médiocre et notamment à la base des rameaux ; elles affectent souvent l'aspect caractéristique des feuilles primordiales. Les branches grêles du *Lotus corniculatus* et surtout du *L. tenuis*, du *Bonjeanea recta*, axillaires ou non des cotylédons, ont fréquemment une ou plusieurs feuilles inférieures sans stipules secondaires.

Sur une plantule d'*Astragalus Cicer*, les rameaux axillaires des deux premières feuilles avaient chacun une feuille unifoliolée, puis une feuille trifoliolée ; les rameaux issus du troisième et du quatrième nœud portaient d'abord une feuille trifoliolée. C'est là un fait intéressant ; car il montre dans les rameaux précoces, plus faibles que la tige principale, la forme propre aux feuilles primordiales, réalisée chez des espèces où la première feuille de la plante a gardé le type trifoliolé. *Le type à limbe unique qui apparaît au début de l'ontogénie n'est donc pas nécessairement*, comme on était porté à le supposer, *la reproduction de l'état adulte des ancêtres immédiats des espèces à feuilles primordiales.* La première feuille des rameaux du *Galega officinalis* est souvent trifoliolée et les suivantes acquièrent successivement une nouvelle paire de folioles. Çà et là, on trouve même une feuille unifoliolée à la base de la tige embryonnaire.

Un exemplaire *Trifolium rubens* portait deux rameaux robustes à l'aisselle des cotylédons ; le premier avait à la base deux feuilles opposées, concrescentes par la gaine, l'une munie d'une seule foliole, l'autre de trois ; le second avait une feuille inférieure imparfaitement trifoliolée, une des folioles latérales étant presque entièrement confondue avec la terminale.

Les rameaux inférieurs du *Desmodium paniculatum* présentent à la base une feuille unifoliolée. Darwin [1] s'est arrêté à l'étude des avortements de cette nature chez le *Desmodium gyrans*. Les folioles latérales y sont rudimentaires, morphologiquement et physiologiquement, et assez inconstantes, même sur la plante adulte. « La disparition fréquente, soudaine et complète d'une des folioles rudimentaires ou même de toutes deux est un fait

1. Darwin, *loc. cit.*, p. 364.

assez singulier ; mais il est encore bien plus surprenant de constater que les premières feuilles développées sur les semis en sont dépourvues... Par analogie avec ce qui se passe dans le règne animal, on pouvait s'attendre à ce que ces folioles rudimentaires fussent mieux développées et plus régulièrement présentes dans les plantes très jeunes. » Cette exception apparente aux lois de l'ontogénie embarrassait visiblement l'illustre maître. Elle lui suggère l'idée que le *Desmodium gyrans* a pour ancêtres immédiats des espèces unifoliolées comme il en existe parmi ses congénères, mais que celles-ci proviennent elles-mêmes de types trifoliolés. Cette vue théorique est en grande partie confirmée par l'ensemble de mes observations. Seulement d'après la manière dont nous voyons se produire, soit normalement à un certain stade, soit accidentellement, des feuilles à limbe unique dans des espèces multijuguées, nous sommes dispensés de la nécessité de faire intervenir l'intermédiaire constamment unifoliolé entre les ancêtres trifoliolés et les types partiellement unifoliolés. Nous supprimons ainsi l'hypothèse qui compliquait la théorie de Darwin, au point de lui donner une allure un peu fantaisiste.

Chez les Phaséolées, les feuilles primordiales ont un type si bien défini, que les exceptions sont de simples anomalies. Chez le *Phaseolus vulgaris,* le premier nœud porte un verticille de trois feuilles unifoliolées, surtout quand un cotylédon est bipartit, accident qui n'est pas rare. Parfois pourtant la troisième feuille s'échappe au nœud suivant, tout en gardant une seule foliole. Les mêmes dispositions se rencontrent avec des cotylédons normaux. Fréquemment le second nœud porte aussi des feuilles opposées d'ailleurs normales. Dans d'autres cas, les deux feuilles du second nœud sont fasciées. Au-dessus du premier nœud foliolaire du complexe, duquel se détachent deux stipelles et deux ou trois folioles, le rachis se bifurque et chaque branche désagrégée se termine par une foliole bistipellée. Germain de Saint-Pierre[1] a figuré trois cas de « pétiole bifurqué au-dessus de la première paire de folioles » ; il ne dit pas à quel niveau il avait recueilli ces feuilles. L'alternance des feuilles primordiales est peu commune.

1. Germain de Saint-Pierre, *Histoire iconograph. des anomalies végétales.* Série 6, pl. 3, fig. 5, 6, 7.

Le *Phaseolus multiflorus* est encore plus sujet à des monstruosités analogues à celles du *Phaseolus vulgaris*. Dans un exemplaire de *Dolichos melanophthalmus*, un rameau malingre s'était développé à l'aisselle d'un cotylédon et s'était épuisé en donnant une seule feuille unifoliolée comme les feuilles primordiales.

L'organisation des feuilles primordiales sans folioles des Viciées semble tout d'abord irréductible à celle des plantes étudiées précédemment. On en trouve pourtant l'origine dans une adaptation qui n'est pas incapable de céder à des influences nouvelles. Les feuilles réduites à la gaîne appartiennent au stade de nutrition souterraine ; l'adaptation à la vie aérienne ne se réalise pleinement qu'après leur apparition. Certaines anomalies prouvent qu'une accélération ontogénique peut faire participer ces feuilles aux fonctions assimilatrices. J'ai rencontré un pied de *Lathyrus odoratus* chez qui la première feuille vraie sortait au même nœud que la seconde gaîne. Les deux membres s'étaient unis en une feuille double, dont les folioles extérieures étaient restées indépendantes. Les folioles internes concrescentes formaient une pièce simple, en apparence terminale, flanquée de deux apicules simulant des stipelles. D'un côté la feuille double portait une stipule normale, tandis que l'autre stipule trilobée représentait le vestige de la feuille primordiale non absorbé dans l'édification du membre plus complexe. La feuille verte avait entraîné la feuille primordiale dans son évolution et avait réveillé dans celle-ci les tendances héréditaires généralement engourdies par le défaut d'usage.

La première feuille verte marque un acheminement de la gaîne vers la feuille de Trèfle ; mais la foliole terminale est encore avortée. Le type trifoliolé peut pourtant se réaliser d'emblée, comme je l'ai observé dans une plantule vigoureuse de *Vicia Faba*. La première feuille avait trois folioles avec léger prolongement du rachis au-dessus du départ des pétiolules pairs. Dans la règle, l'avortement du limbe terminal, réalisé dans les feuilles primordiales par suite des conditions spéciales de nutrition de la plantule, se maintient, malgré l'apparition des folioles paires, parce qu'une adaptation nouvelle s'est greffée sur cet état imparfait. L'apicule évolue en vrille et cette nouvelle direction dans ses pro-

grès s'est maintenue et même accentuée par sélection. Chez le *Lathyrus Aphaca,* les folioles paires sont englobées dans la même régression, les stipules suffisant au rôle assimilateur : c'est là un phénomène cénogénique d'adaptation. Ce qui le prouve, c'est que les deux premières feuilles végétatives qui suivent les gaînes primordiales possèdent une paire de folioles, comme l'a établi Thilo Irmisch[1]. Exceptionnellement toutes les feuilles gardent cette disposition. M. Perrier[2] en a cité un exemple.

Réciproquement, l'adaptation habituelle chez le *Lathyrus Aphaca* a été décrite chez d'autres Viciées. Moquin-Tandon[3] a étudié une Fève dont les folioles étaient avortées et dont les stipules avaient acquis un développement compensateur.

III. — Indications phylogéniques fournies par les plantules.

La distinction de la feuille primordiale à l'égard des feuilles ordinaires et son individualisation comme entité morphologique, comme *espèce* de feuille est un phénomène tardif, accompli au cours de l'évolution des Papilionacées : c'est donc un caractère cénogénique pour la famille. Mais sa présence ou son absence dans l'ensemble de phylums moins étendus en fait un caractère palingénique pour ces groupes secondaires, son évolution étant accomplie chez les Trifoliées, n'ayant probablement pas commencé chez les Génistées. Ainsi chez les Génistées la première feuille reste palmée, quand même les feuilles ordinaires sont simples (*Ulex Europœus*). Chez les Trifoliées elle reste simple, aussi bien chez les espèces à feuilles adultes composées que chez celles où la foliole se maintient indéfiniment isolée (*Ononis alopecuroides*).

La première feuille était, au contraire, différenciée à l'égard des cotylédons antérieurement à l'apparition des Papilionacées et cette divergence est une propriété palingénique de la famille. On pouvait le supposer *a priori,* étant donnés la place déjà élevée

1. Cité par KIRSCHLEGER, *Flore vogéso-rhénane.*

2. Cité par MORIÈRE (*Bulletin de la Soc. linnéenne de Normandie,* p. 164. 1867).

3. MOQUIN-TANDON, *Éléments de tératologie,* p. 156. 1841.

que l'organisation florale assigne aux Papilionacées dans la classe des Dicotylédones et l'âge relativement récent des premiers représentants fossiles de la famille. Mais nous en trouvons une preuve directe dans la présence des stipules chez les feuilles primordiales et leur absence chez les cotylédons : d'où l'on peut conclure que la distinction des cotylédons à l'égard des feuilles s'est opérée chez des plantes dépourvues de stipules, tandis que les ancêtres immédiats des Papilionacées avaient des feuilles stipulées. Les languettes stipuliformes des cotylédons de *Dalea, Calophaca,* se montrent en effet comme de simples accidents dans l'évolution de la famille.

En raison de cette individualisation primitive des cotylédons, on considérera comme cénogéniques dans la famille les modifications qui rapprochent les cotylédons de la structure des feuilles ordinaires. L'articulation du cotylédon est un caractère récent et les espèces où elle existe dérivent des formes à cotylédon continu.

C'est aussi par un empiétement progressif de la différenciation des feuilles aériennes sur les premiers stades ontogéniques et par une accélération évolutive, que les cotylédons prennent une forme très voisine de celle de la feuille et jusqu'à sa couleur glauque chez les *Coronilla varia, minima*. Les cotylédons contortupliqués des *Scorpiurus,* qui ont tant de peine à se loger dans la graine ronde, représentent aussi une anticipation de la structure foliaire dans la végétation embryonnaire. Les cotylédons aciculaires de ce genre diffèrent peu des feuilles ordinaires étroites, atténuées en pétiole, dépourvues d'articulation. Au contraire, un hiatus énorme sépare le cotylédon linéaire des *Hippocrepis comosa, unisiliquosa* de la première feuille déjà munie de trois ou cinq folioles ; mais le cotylédon, quoique moins allongé, répond au même type que celui des *Scorpiurus* et représente un *vestige de l'organisation phyllodique* propre à ce genre, laquelle s'est maintenue dans le cotylédon, tandis que de nouvelles adaptations perfectionnaient la feuille. Nous concluons que les *Hippocrepis* descendent de plantes très voisines des *Scorpiurus*.

Les cotylédons, presque exclusivement construits en vue de la vie intraséminale, coïncident avec des feuilles définitives très com-

pliquées, telles que les feuilles stipellées des Phaséolées à cotylédons charnus, ou les feuilles munies de vrilles des Viciées à cotylédons hypogés.

De cette double considération il ressort que le type ancestral des cotylédons des Papilionacées a une complication moyenne : c'est-à-dire un limbe vert très distinct de la première feuille. Les Cytises répondent à cette caractéristique, en même temps que la paléontologie confirme leur ancienne apparition (Crétacé).

A partir de ce type, l'évolution des cotylédons et celle des feuilles ont suivi deux voies distinctes. Dans l'une, la divergence entre le cotylédon et la feuille suivante décroissait ; la feuille se simplifiait assez pour permettre au cotylédon de participer à ses fonctions et de se modeler sur elle. Dans l'autre, la divergence s'exagère et bientôt la feuille séminale n'a pour ainsi dire plus rien de commun avec la feuille végétative.

Dans la première série nous trouvons tout d'abord les *Astragalus, Biserrula.* Les rapports des cotylédons et de la première feuille trifoliolée y restent les mêmes que chez les Génistées ; mais les feuilles aériennes se compliquent au cours de la végétation. La complication, apparue d'abord pendant la vie libre et par suite de la vie libre, se montre d'emblée chez l'*Ornithopus perpusillus* dans les feuilles entièrement formées à l'intérieur de la graine : c'est une accélération ontogénique. Inversement, le nombre des folioles décroît au début et des feuilles simplifiées précèdent les feuilles trifoliolées, tandis que des feuilles plus hautement organisées les suivent (*Galega, Onobrychis*).

Cette simplification initiale est parfois la seule modification du type trifoliolé et aboutit à l'individualisation d'une feuille primordiale chez les *Medicago*. La feuille primordiale est suivie souvent d'un certain nombre de feuilles semblables chez les *Ononis, Hedysarum, Desmodium*..

Jusqu'ici les cotylédons sont restés inarticulés, contrairement à la feuille primordiale. L'articulation apparaît peu marquée chez les *Caragana,* qui se détachent de la souche vers le niveau des *Astragalus ;* elle devient très nette chez les *Robinia,* en même temps que la feuille primordiale se spécifie plus parfaitement que chez ses ancêtres analogues aux *Galega.* Enfin chez

la plupart des Trifoliées, faisant suite aux *Medicago,* l'articulation devient constante et l'intervalle qui sépare la forme des cotylédons de celle des feuilles se trouve réduit au minimum.

La convergence entre les cotylédons et les feuilles s'effectue aussi par suppression de l'articulation dans les feuilles qui restent simples sur toute la plante (*Scorpiurus, Coronilla scorpioides*) ou se compliquent tardivement (*Anthyllis Vulneraria*). Les genres de cette catégorie ne dérivent pas de la dernière série mentionnée, mais se détachent de la souche Génistée vers le même niveau que les *Ornithopus.*

Les *Lotus* appartiennent encore à un autre rameau, chez lequel les feuilles du début restent trifoliolées avec réduction extrême des stipules et les cotylédons deviennent articulés. Au cours de la végétation apparaissent peu à peu des stipules secondaires. Ainsi se comportent les *Bonjeanea, Dorycnium.* Chez les *Tetragonolobus,* les folioles inférieures, répondant à un type stipulaire mieux intégré, existent déjà chez les premières feuilles ; mais celles-ci ne sont pas comparables aux feuilles primordiales, puisqu'elles appartiennent aux rameaux, la tige principale étant avortée.

La seconde série commence déjà à se réaliser au sein des Génistées. Chez les *Lupinus* en effet les cotylédons deviennent charnus et prennent des formes qui les écartent beaucoup des feuilles ordinaires. La distinction s'accentue chez les Phaséolées et les Viciées. C'est même un fait remarquable que, chez ces dernières, la suppression complète de la différenciation assimilatrice des feuilles primordiales ne les rapproche en rien de la structure cotylaire, à l'inverse de ce qui se passe chez les *Scorpiurus* ou les *Anthyllis.*

L'individualisation des feuilles primordiales des Trifoliées, des Galégées provient d'une accélération dans l'exercice de la nutrition aérienne, qui se manifeste déjà à une période où la plantule n'est pas en état de former des feuilles compliquées.

Chez les Viciées au contraire, la vie séminale influe sur la phase libre et entraîne l'avortement des premières feuilles : car les rudiments sans limbe qui suivent les cotylédons ne sont pas comparables aux feuilles primordiales, réduites dans leur taille,

mais pourvues des parties essentielles à leur fonctionnement. L'influence de la graine retentit aussi sur la phyllotaxie des premiers nœuds de la tige des Phaséolées, puisque les feuilles primordiales contrastent avec les autres organes assimilateurs par la concordance même de leur insertion avec celle des cotylédons. Et comme, d'autre part, la paire inférieure n'est, à certains égards, équivalente qu'à une seule feuille ordinaire, la différenciation de feuilles primordiales en apparence conformes à celles de l'autre série n'est que la conséquence directe du trouble introduit par l'empiétement de la vie embryonnaire sur la vie indépendante.

Un enseignement général se dégage des remarques précédentes. *Les modifications du milieu trophique,* interne ou externe, *provoquent, dans le nombre des folioles d'une feuille, des variations* susceptibles de se fixer, à travers toute la série de phylums étendus, dans un stade ontogénique déterminé. J'ai vu aussi une exubérante nourriture entraîner une multiplication des pièces chez des feuilles adultes. Ainsi des pieds de *Trifolium pratense,* ayant poussé sur du fumier, avaient la plupart des feuilles à 4-5 folioles. Il n'est donc pas invraisemblable qu'on ramène un jour à des actions de milieu l'origine des différences spécifiques dans le nombre des folioles d'une feuille ou dans le nombre des feuilles d'un verticille : « Je ne vois pas bien, disait M. Vesque[1], en quoi la forme pentamère du *Paris quadrifolia* peut être le résultat d'une adaptation. » Au premier abord, je ne saisis pas non plus le rapport ; mais je n'ai pas la prétention de nier tout ce que j'ignore et de refuser toute influence au milieu, dans chacun des cas où je n'en ai pas constaté directement. En tous cas, d'après ce qui vient d'être dit, il n'est pas absurde de chercher l'influence du milieu, interne ou externe, sur la production des anomalies de ce genre.

En résumé, la double évolution des plantules, qui a son point de départ chez les Génistées, se traduit assez exactement par deux formules générales : d'un côté, affaiblissement des premières feuilles, qui se dégradent au point d'arriver à peu près à la simplicité des cotylédons et qui alors entraînent ceux-ci dans leur

1. Vesque, *De l'Emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux.* (*Actes du congrès de botanique.* Paris, 1889, p. LXXXVIII.)

évolution comme organes de vie aérienne. En un mot : *convergence entre les cotylédons et les feuilles et accélération de la nutrition libre.* D'un autre côté, complication de la feuille définitive, plus étendue que la réduction des feuilles primordiales, avec exagération des propriétés embryonnaires dans les cotylédons. En un mot : *divergence entre les cotylédons et les feuilles et prolongement de la nutrition séminale.*

IV. — Polymorphisme des feuilles ordinaires.

Les feuilles de la plante développée sont loin d'être uniformes. Des différences étendues s'observent dans le nombre, la taille, la largeur des folioles, la profondeur des découpures, etc. Les feuilles radicales s'éloignent beaucoup des feuilles caulinaires. Ces caractères sont suffisamment jugés par les floristes pour que nous soyons autorisés à en faire peu de cas. Quelques formes aberrantes méritent seules un examen, parce qu'elles montrent des transitions entre les types généralement bien distincts. Je ne reviendrai pas sur les exemples dans lesquels des feuilles de la plante âgée reproduisent le type plus simple des feuilles primordiales. La simplification qui caractérise les bractées se traduit parfois de la même façon : ainsi les bractées sont unifoliolées chez l'*Ononis arvensis*. Mais la divergence de ce type à l'égard des feuilles moyennes n'est pas plus primitive dans l'inflorescence que dans la plantule. En effet, les feuilles axillantes des rameaux ou des épines précédant l'épi sont aussi unifoliolées chez l'*O. procurrens*, tandis que les bractées inférieures au moins sont trifoliolées chez les *O. Cenesia, Columnæ, rotundifolia, striata*, etc. Chez les *O. Natrix, procurrens,* on trouve souvent quelques feuilles trifoliolées axillant les pédoncules. Ailleurs la réduction va plus loin dans la bractée que dans la feuille primordiale. Les fleurs de l'*Ononis fruticosa* naissent en effet à l'aisselle d'écailles stipulaires sans limbe, rappelant une dégradation qui ne se réalisera dans les feuilles primordiales que chez les Viciées.

Chez divers *Anthyllis,* qui se rattachent, par l'inconstance de forme de leurs feuilles, au degré inférieur de la disposition impa-

ripennée, la réduction des bractées, affectant principalement le rachis, fait apparaître un type palmé qui rappelle la feuille des Génistées. Chez l'*Anthyllis cytisoides,* les feuilles trifoliolées sont remplacées par des feuilles unifoliolées, non seulement à la base de la tige, mais dans l'inflorescence. La réduction intéresse même les feuilles axillantes des axes primaires, sauf des plus inférieurs.

La ressemblance que les bractées présentent avec les feuilles de groupes antérieurs n'est pas forcément une régression ; elle n'est souvent que le *reste d'un type primitif,* maintenu par suite de l'action faible de la sélection qui a compliqué les feuilles adaptées plus directement aux fonctions assimilatrices. Les bractées et surtout les bractéoles participent des conditions qui ont soustrait la fleur à un grand nombre de changements, tout en échappant à d'autres influences liées aux fonctions propres de l'appareil reproducteur. Les premières et surtout les secondes doivent à ce motif leur ressemblance fréquente avec les stipules, qui sont également les vestiges d'une organisation primitive. Une étude générale des bractées aurait donc tout l'intérêt qui s'attache, dans les recherches phylogéniques, aux organes rudimentaires. Mais jusqu'ici, on s'est si peu préoccupé de ce côté de leur histoire, que je serais entraîné trop loin de mon sujet, si je voulais donner à leur examen tout le développement qu'il comporte.

Quelques anomalies fournissent des indications sur la genèse des formes de feuilles devenues caractéristiques de certains genres ou de certaines tribus. Chez les espèces trifoliolées, la multiplication tératologique des limbes, loin d'être déréglée, met en évidence la nature palmée ou pennée des feuilles normales. Quand un Cytise ou un *Trifolium pratense* a quatre ou cinq folioles, tous les pétiolules se détachent du même niveau. La multiplication résulte d'un dédoublement des folioles latérales ; dans certains pieds robustes de *Trifolium pratense* où l'on voit à peine quelques feuilles trifoliolées, les lobes externes de plusieurs feuilles ne sont pas complètement séparés des folioles paires. Réciproquement, chez le *Trifolium Lupinaster,* la plupart des feuilles moyennes ont cinq folioles palmées ; mais le type trifoliolé réapparaît, soit par suppression de deux limbes, soit par concrescence. On en trouve qui ont deux folioles soudées par la nervure médiane,

sauf au sommet et de cette charnière se détachent du côté ventral quatre demi-limbes disposés comme les feuillets d'un livre.

Chez le *Trifolium agrarium,* le *Medicago lupulina,* le *Melilotus officinalis,* la feuille trifoliolée est pennée, car le rachis se prolonge au delà du niveau d'où naissent les folioles paires et porte, à une certaine distance de ce premier nœud foliolaire l'articulation qui marque l'origine du pétiolule terminal. Cette disposition est souvent désignée dans les flores par l'expression « pétiolules inégaux ». Le terme n'est pas exact, car, chez les Papilionacées en question, les pétiolules sont égaux, mais insérés à des niveaux différents sur le rachis. J'ai vu assez souvent, chez ces trois espèces, une foliole se détacher plus ou moins complètement d'un côté ou des deux côtés à la fois de la foliole impaire. Cette paire surnuméraire est parfois assez bien individualisée pour avoir des pétiolules. Chez le Mélilot, j'ai même observé un court prolongement du rachis au-dessus de son insertion. La disposition pennée est donc *rendue plus apparente par la monstruosité.* Parfois les folioles inférieures détachent aussi une pièce surnuméraire ; mais celle-ci naît seulement en dehors et reste insérée au même nœud que la pièce dont elle est issue. La disposition pennée n'est pas effacée ; seulement, quand le dédoublement est limité aux folioles paires et que l'entre-nœud supérieur du rachis est court, l'apparence se rapproche de celle des feuilles palmées. Je n'ai pas vu, chez les espèces précédentes, la trifurcation de la foliole impaire et la bifurcation des folioles paires coexister sur une même feuille. Dans les cas les plus favorables, il y avait six folioles ; l'existence d'une division unilatérale de la paire inférieure laisse à penser que ce nombre doit de temps en temps s'élever à sept. Dans d'autres familles, notamment chez les Ronces, la feuille trifoliolée est souvent remplacée par un membre à sept folioles naissant par le procédé que je viens d'indiquer ; chez le *Rubus Godroni,* où cette disposition est fréquente, les pétiolules sont relativement longs dans les folioles primitives ; ils restent courts dans les folioles surajoutées.

Le *Trifolium medium* offre une disposition toute particulière qui favorise lá multiplication des folioles. Le rachis y présente, outre le prolongement terminal très court, deux excroissances

latérales qui soulèvent l'insertion des pétiolules pairs. Ces excroissances, en donnant plus d'indépendance aux folioles latérales, leur permettent de se dédoubler plus aisément et plus complètement que chez le *Trifolium agrarium* et les autres espèces où elles s'insèrent à fleur du rachis. Sur un pied de *Trifolium medium* provenant d'un jardin des environs de Limoges, M. Le Gendre a observé, pendant cinq années consécutives, des feuilles ayant pour la plupart quatre, cinq, et au maximum sept folioles. Sur un exemplaire très démonstratif (fig. 264) mis gracieusement à ma disposition par cet observateur, j'ai reconnu que la ramification était la même que chez le *Rubus Godroni,* bien que la torsion des pétiolules pût faire croire, tout d'abord, que deux divisions du rachis étaient trifoliolées et la troisième unifoliolée. M. Le Gendre voit dans cette anomalie une transformation plus ou moins complète de chaque foliole en une feuille trifoliolée [1]. Cet exemple est certainement celui dans lequel une feuille de Trifoliée s'engage le plus franchement dans la voie qui mène aux feuilles décomposées. Pourtant la limite n'est pas franchie et nous n'y pouvons voir qu'un type obscurci de feuilles imparipennées.

Les feuilles anomales des Trifoliées simulent parfois une disposition paripennée. Germain de Saint-Pierre a figuré un Trèfle à quatre folioles pennées [2]. Mais les cas analogues que j'ai étudiés chez les *Trifolium agrarium* (fig. 261), *Medicago lupulina* montraient que l'une des deux folioles supérieures était la foliole impaire déjetée de côté par une foliole latérale subapicale. Chez un *Melilotus officinalis,* le pétiolule impair se distinguait immédiatement de l'autre par un écartement des faisceaux rappelant, surtout du côté externe, la structure du rachis : en sorte que la nervation du pétiole semblait indiquer une concrescence intime entre la foliole impaire et une foliole opposée à la pièce surnuméraire. L'illusion d'une dichotomie est encore plus facile quand un pétiolule unique supporte une feuille terminale bipartite. Même dans des cas de ce genre, j'ai pu m'assurer qu'il y avait encore

1. Le Gendre, *Sur une Monstruosité de Trèfle.* (*Association française pour l'avancement des sciences.* Congrès de Limoges, t. I, p. 197. 1890.) M. Le Gendre vient de m'apprendre que les graines recueillies sur le pied monstrueux avaient reproduit la même anomalie.

2. Germain de Saint-Pierre, *loc. cit.,* pl. III, fig. 15.

une foliole impaire. Au fond de l'échancrure qui séparait les deux parties inégales d'un tel limbe chez un *Trifolium agrarium,* le bord de la plus grande foliole reprenait, sur une faible longueur, la forme d'un pétiolule et portait même quatre émergences caractéristiques des nœuds foliolaires. La décurrence extérieure du limbe, qui descendait jusqu'au niveau de l'insertion du deuxième segment, appartenait donc clairement à une foliole paire, qui était restée confondue avec la terminale.

Le nombre des folioles devient pair, sans répondre davantage au type paripenné, quand les pétiolules ne sont pas exactement opposés. Il y a souvent quatre folioles dans les feuilles alternipennées de l'*Ononis Natrix* (fig. 235).

Dans les feuilles paripennées par bifurcation du rachis, figurées par Germain de Saint-Pierre chez le Haricot, je suis porté à ne voir, d'après les cas analogues que j'ai étudiés, qu'une fasciation incomplète.

J'ai rencontré souvent des feuilles de Trèfle ou de Haricot à deux folioles ; l'anomalie devait encore son origine à la concrescence d'une pièce latérale avec la terminale, plus rarement à l'avortement d'une foliole latérale. Dans les cas exceptionnels où la réduction portait sur la foliole terminale, celle-ci était encore indiquée par un rudiment.

Il résulte de ces diverses anomalies que les feuilles trifoliolées exagèrent aisément leur caractère de feuille palmée ou de feuille imparipennée, mais qu'elles n'ont guère de tendance à réaliser le type différent de feuille paripennée. Les feuilles alternipennées des *Ononis* sont celles qui ont perdu le plus complètement la forme définie des espèces trifoliolées et qui sont, par suite, le plus prédisposées à reprendre leur équilibre dans un type foliaire différent. Cette imperfection du type foliaire est bien d'accord avec la place du genre aux confins de la tribu.

Les feuilles multijuguées ont souvent aussi des feuilles alternes; le nombre des folioles y devient facilement pair (*Astragalus, Wistaria,* etc.). Chez beaucoup d'exemplaires de *Wistaria Sinensis,* la dernière foliole latérale est rapprochée de la terminale. Une concrescence plus ou moins étendue s'établit entre la foliole impaire et une foliole latérale.

Le passage des feuilles paripennées aux feuilles imparipennées est plus commun ; ces feuilles font alors retour au type originel, dont elles représentent une altération cénogénique et incomplète. La foliole impaire reparaît par transformation de la vrille en limbe chez quelques Viciées. M. Wittrock[1] a signalé une foliole impaire, parfois une paire terminale, dans des feuilles élevées de *Vicia sativa* portant en outre huit paires de folioles. C'est un phénomène d'atavisme analogue à celui que j'ai indiqué sur la première feuille assimilatrice du *Vicia Faba*. Ici toutefois la métamorphose régressive est plus compliquée, puisqu'elle entraîne la suppression d'une adaptation spéciale, pour faire revivre une adaptation d'ordre différent, tandis que, dans la feuille inférieure il suffisait de faire intervenir la suppression d'un arrêt de développement. Je rappellerai à ce propos que Darwin[2] a observé une foliole de la feuille composée du *Vicia sativa* convertie en une vrille : là encore nous voyons combinés une régression et un progrès, mais en sens inverse de ce qui s'est passé dans le cas décrit par M. Wittrock.

Certains retours à la disposition imparipennée sont seulement apparents et dus à l'usurpation d'une foliole latérale. Les anomalies des feuilles apiculées sont très instructives à cet égard. Chez un *Orobus vernus*, une feuille munie d'une paire de folioles avait en outre une foliole impaire placée dans le prolongement de l'axe ; mais l'apicule était rejeté sur le côté à la façon d'une stipelle. A la base de l'épine terminale du *Caragana arborescens*, il n'est pas rare de voir une foliole unique, subterminale. Celle-ci a d'ailleurs les moitiés un peu inégales et appartient à une paire incomplète ; la seconde foliole est rudimentaire dans d'autres spécimens. Souvent encore trois folioles naissent au niveau de l'épine ; il n'y a là qu'un dédoublement, dont on observe des exemples dans les folioles inférieures et même dans les folioles ascidiées du *Caragana Chamlagu*. Le dédoublement devient plus commun au sommet, grâce à l'espace libre laissé par la grande réduction du vestige de la foliole terminale. Au lieu d'un dédoublement, j'ai vu la

1. Wittrock, *Bulletin de la Société botan. de Stockholm,* 26 septembre 1883, cité dans *Just's Botan. Jahresbericht.*

2. Darwin, *De la Variation des animaux et des plantes,* t. II, p. 417.

concrescence des deux pièces terminales en une foliole bilobée passant devant l'épine. Voici un cas plus singulier : une feuille a quinze folioles, dont les deux premières sont seules opposées ; la quatorzième naît à la base de l'épine ; la quinzième est soulevée par un prolongement du rachis dépassant l'apicule. Ce dernier semble alors représenter une foliole latérale. Chez le *Caragana Chamlagu* les deux folioles terminales sont souvent dissemblables, la scyphogénie, si fréquente dans cette espèce, les intéressant rarement toutes les deux à la fois. Dans une feuille de cette espèce, une foliole de la paire inférieure et une foliole de la paire supérieure s'étaient soudées dos à dos. La foliole double s'était écartée de l'insertion des deux autres et la foliole supérieure libre paraissait terminale.

Dans tous ces cas, la persistance du sommet spinescent du rachis indique clairement que la disposition imparipennée est illusoire ; mais qu'un tel rudiment achève de s'effacer et la tendance d'une foliole ou d'un dédoublement de foliole à prendre sa place pourra se fixer. On obtiendra ainsi une disposition imparipennée secondaire et non un simple retour au type imparipenné primitif. Par conséquent, l'homologation des types foliaires en apparence identiques exige la plus grande réserve.

CHAPITRE IV

LES RÉGIONS ANATOMIQUES

I. — Données préliminaires sur la topographie foliaire.

La topographie de la feuille est loin d'être aussi claire que celle des autres membres. Si l'épiderme y est toujours individualisé à l'égard des tissus profonds, ceux-ci renferment, dans le limbe, un mélange déréglé de faisceaux et de tissu fondamental. Dans les pétioles, le tissu fondamental lui-même est, tantôt continu, tantôt divisé en régions aussi distinctes que l'écorce et la moelle de la tige. Ces données sommaires ne permettaient guère de concevoir une règle générale dominant la topographie du membre. On s'en est peu préoccupé d'ailleurs.

On a déduit la topographie foliaire de la topographie de la tige. C'était une conséquence logique de la marche des études anatomiques dans la période actuelle. Avec les Mémoires magistraux de M. Van Tieghem sur la racine, l'anatomie sortait décidément de la période des tâtonnements, des hypothèses, des détails décousus, pour entrer dans une ère de systématisation raisonnée et de groupement méthodique des caractères fournis par la morphologie interne.

Baser l'étude des autres membres sur un fondement aussi solide, c'était, *a priori*, une garantie suffisante pour arriver bien vite à connaître dans son ensemble le corps des plantes vasculaires. Les analogies si apparentes de la tige et de la racine tentèrent naturellement les botanistes. L'axe souterrain ne ressemble-t-il pas à l'axe aérien par ses ramifications, comme par le mode d'épaississement secondaire qui tient la plus grande place dans l'évo-

lution de la plupart des tiges comme de la plupart des racines? Il y a des différences absolues dans la structure primaire des deux membres; mais on est resté si fort prévenu en faveur de leurs analogies, qu'on n'a pas même songé à distinguer par des noms spéciaux le cylindre central de la racine et le cylindre central de la tige. Récemment, le nom de stèle a été appliqué à l'un comme à l'autre. La plupart des anatomistes ne discutent même pas l'opinion de M. Bertrand et de ses élèves, pour qui le cylindre central de la racine est un seul faisceau actinomorphe, tandis que celui de la tige est un complexe de faisceaux zygomorphes, analogues à ceux de la feuille, et personne n'a employé les termes cladocycle et rhizocycle, que j'ai proposés en 1886, et qui ont du moins l'avantage de tenir compte d'une différence évidente sans en préjuger la nature.

Si l'on fermait les yeux sur les particularités qui opposent la tige à la racine, la feuille était fort négligée et son étude anatomique est incomplète. Sans doute on a soigneusement figuré ses poils, compté ses stomates, mesuré au micromètre l'épaisseur de son limbe. L'histologie de la feuille, intéressante à tant de titres, a détourné l'attention de son anatomie, ou plutôt celle-ci a été simplement énoncée comme un corollaire de l'anatomie de la tige.

Il fallait peut-être suivre une marche inverse. Au point de vue de l'anatomie pure, la feuille est plus directement comparable à la racine qu'à la tige; car la racine est, comme elle, un appendice dont le système conducteur a une symétrie propre. Les ramifications de la racine ne troublent pas plus la symétrie rayonnée, que celles d'une feuille composée n'altèrent la symétrie bilatérale. Le rôle de support assure secondairement, il est vrai, aux racines ramifiées, une organisation très analogue à celle de la tige; mais ne provoque-t-il pas dans les pétioles, surtout dans le rachis, une modification de même ordre, autant du moins que cette structure caulinaire est compatible avec la symétrie zygomorphe et avec la courte durée de la feuille?

La tige, dans sa structure et dans sa symétrie, est subordonnée à ses appendices. Symétrique par rapport à l'axe, quand les feuilles sont opposées ou verticillées, elle peut l'être par rapport à un

plan quand les feuilles sont distiques. D'une façon générale, *la tige,* au lieu de posséder une symétrie propre, *est régulière par rapport aux feuilles ;* en d'autres termes, elle se présente toujours sous un aspect identique, quand elle est vue de points homologues de feuilles semblables et semblablement disposées.

A. *Comparaison de la feuille avec la tige.* — La tige et la feuille ont pourtant d'étroites relations, tant au point de vue morphologique, en raison de leur adaptation commune à la vie aérienne, qu'au point de vue de leurs connexions. Si l'on ne peut penser la feuille sans penser la tige, selon l'expression de Sachs, la réciproque est également vraie et rien ne prouve que la structure de la tige ne doive pas être déduite de la structure de la feuille. Puisque, par la symétrie, par les fonctions de simple support ou d'intermédiaire entre les autres membres, la tige est reléguée au dernier plan, son histoire ne saurait être prise pour base de celle de la feuille. Au lieu de dire comme Lestiboudois[1]: « Les feuilles sont la terminaison des fibres vasculaires qui s'échappent de la tige », pensée qu'il exprime d'une façon plus nette en 1848[2] en disant : « Les feuilles sont formées par l'expansion des faisceaux fibro-vasculaires de la tige », M. Lignier[3] ne considère pas le cercle primaire des faisceaux de la tige comme un tout individualisé ; il n'y voit que l'agglomération généralement régulière de parties constitutives plus ou moins semblables. Pour marquer combien chacune de ces parties est sous la dépendance de l'appendice, il lui donne le nom de *système libéro-ligneux foliaire,* embrassant dans cette dénomination les faisceaux caulinaires aussi bien que les faisceaux foliaires. Les positions relatives de ces systèmes et, par suite, les contacts qui s'établissent entre eux, en un mot tout ce qui relève directement de la nature de la tige n'aurait qu'une valeur subordonnée à celle des traces foliaires.

Je suis loin de m'élever contre ces conclusions qui cadrent avec

1. Th. Lestiboudois, *Études sur l'anatomie et la physiologie des végétaux,* p. 193. 1840.

2. Th. Lestiboudois, *Phyllotaxie anatomique,* p. 5. 1848.

3. O. Lignier, *De l'Importance du système libéro-ligneux foliaire en anatomie végétale.* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences,* 6 août 1888.)

les faits et que j'ai moi-même[1] entrevues, en 1884, lorsque j'insistais sur l'influence exercée par les appendices, notamment par les feuilles, sur la symétrie de la tige et que je contestais formellement la définition classique de la tige basée sur une symétrie axile. Je présenterai pourtant une observation. Le système libéro-ligneux, malgré son influence capitale sur les fonctions comme sur l'architecture de la tige, n'est pas tout le membre et, si l'on voulait tirer de la théorie qui précède des arguments contre la distinction fondamentale et *hautement palingénique* des deux membres, ce que M. Lignier n'a garde de faire, on quitterait le terrain de l'observation pour se lancer dans l'hypothèse.

B. *Comparaison de la feuille avec la racine.* — Puisqu'il n'est pas légitime de déduire les conditions essentielles de la topographie foliaire de nos connaissances sur la tige, voyons quelles sont les ressemblances et les différences entre les régions de la feuille et celles de la racine. La distinction des membres, si ancienne qu'elle puisse être, n'est pourtant qu'une adaptation du corps au mode de nutrition des espèces fixées au sol et ramifiées dans l'air. La forme cylindro-conique de la racine est la seule compatible avec son mode de progression par circumnutation entre les parois rigides des interstices du sol; l'aplatissement de la feuille est en parfaite harmonie avec un rôle absorbant qui doit s'exercer sur une grande surface. Des conditions si avantageuses ont été fixées par une sélection qui n'a aucune raison de cesser et plus encore par l'accélération ontogénique qui permet à ces deux organes essentiels de la vie libre d'acquérir déjà leurs caractères fondamentaux au sein de la graine, à l'abri des actions modificatrices du milieu qui les a engendrés.

La division de chaque membre en régions principales répond aussi à des conditions biologiques très générales et s'est maintenue longtemps intacte; mais les conditions biologiques ne sont pas les mêmes dans la racine et dans la feuille.

L'opposition du dermatogène aux tissus profonds est la différenciation topographique apparue la première dans le corps des plantes vasculaires, antérieurement à l'individualisation des mem-

1. Vuillemin, *Tige des Composées*, p. 19. 1884.

bres. Dans le sporogone des Hépatiques, elle se montre indépendante de toute division du tissu fondamental en périblème et plérome et, chez les Mousses, elle aboutit à l'organisation d'un épiderme identique à celui des feuilles, alors que le cylindre central est à peine ébauché. Elle est très précoce dans l'ontogénie des plantes vasculaires, au début de la formation de l'embryon et, dans les points végétatifs de l'individu libre, elle devance les autres clivages, si bien que, selon l'expression de M. Bertrand[1], les produits immédiats des cellules-mères se différencient en dermatogène et méristème primitif. On trouve même des ébauches de formations épidermiques dans tous les thalles un peu compliqués. Ce sont là, sans doute, des tentatives cénogéniques et fugaces; mais leur fréquence prouve qu'elles coïncident avec un rôle généralement utile. L'importance de leur réalisation n'est pas une des moindres causes qui ont assuré la prépondérance au phylum dans lequel l'épiderme s'est définitivement fixé. Dans un rudiment homogène, toutes les cellules intérieures, également actives, sont en relations réciproques et ont une part égale dans l'association; l'assise limitante, ayant en outre des connexions externes, se modifie pour régler les rapports du milieu organique avec le milieu cosmique. Les fonctions relevant de ces rapports sont de deux ordres : la protection et les échanges. Tels sont les deux rôles dont l'épiderme est d'abord l'organe exclusif. Le rôle protecteur, en s'accentuant, est devenu l'antagoniste des phénomènes d'entrée et de sortie, et la division du travail a dû localiser les organes des deux fonctions.

La sélection naturelle a exagéré les adaptations de l'épiderme radical au rôle protecteur, au détriment de son rôle absorbant; la surface d'entrée y est réduite à un minimum. En revanche, les solutions nutritives, lancées dans les vaisseaux, forment à l'intérieur du corps un prolongement du milieu inerte, dans lequel les tissus de la plante entière puiseront l'eau et les aliments dont ils ont besoin. Amoindri dans sa fonction absorbante, l'épiderme ne suffit pas à la tâche comme organe protecteur. Après s'être partiellement usé, à la façon de l'épithélium stratifié de la peau hu-

1. BERTRAND, *Théorie du faisceau.* (*Bulletin scientifique du département du Nord et des pays voisins,* 1880.)

maine, en défendant contre le frottement la pointe de la racine, il est secondé et bientôt supplanté par l'exoderme protecteur. Dans le vaste phylum des plantes liorhizes, l'épiderme devient même tout à fait fugace et l'exoderme hérite de son rôle absorbant, comme de son rôle isolant, cédant à son tour à une assise plus profonde les caractères morphologiques qui le distinguaient chez les climacorhizes. *L'épiderme de la racine des liorhizes* finit donc par n'exister qu'à l'état de vestige survivant à sa fonction: *c'est une région hyperpalingénique.* L'exoderme, qui possède toutes les propriétés et jusqu'à la différenciation précoce qui caractérisaient l'épiderme ancien, mérite bien d'en prendre le nom; l'assise pilifère des Monocotylédones, cénogénique par rapport à la région dont la calyptre est un dernier vestige, s'élève à la dignité de région primaire et palingénique dans une immense lignée. Cela n'empêche pas que la variabilité de l'épiderme, dans la racine, y montre l'importance de cette région subordonnée à celle des vaisseaux et des systèmes invariablement liés au bois. Voilà pourquoi *la différenciation du plérome, phylogéniquement ultérieure à celle du dermatogène, lui devient supérieure dans la caractéristique de la racine.*

La division du travail a provoqué une tout autre réaction dans la structure de la feuille. L'épiderme y reste indéfiniment l'organe défenseur des autres tissus. La forme des cellules, l'épaississement et la nature chimique des membranes, le contenu aqueux assurent l'efficacité de ce rôle dans le milieu aérien. La surface externe ne prend plus une part directe à l'absorption: les gaz pénètrent dans les éléments vivants à travers les membranes qui limitent le système des méats et des lacunes des tissus profonds. L'épiderme leur livre simplement passage en écartant les cellules stomatiques. Mais le jeu spécial des stomates, faisant de l'épiderme le régulateur des entrées et des sorties, assure à cette région une importance capitale dans les fonctions d'échanges et l'adapte de la façon la plus avantageuse aux conditions biologiques du membre. *L'épiderme est donc l'organe le plus directement et le plus parfaitement adapté à la vie aérienne, comme les vaisseaux sont l'organe essentiel des fonctions de la racine.*

Le dermatogène de la feuille n'a aucune tendance à perdre son

importance initiale. Son individualisation y garde, y exagère même sa prépondérance à l'égard des régions plus profondes, au lieu de s'effacer devant l'importance croissante du plérome comme dans la racine. Il serait, par suite, illusoire de chercher dans la feuille trois régions équivalentes comme le dermatogène, le périblème, le plérome de la racine. C'est là une conséquence directe des conditions différentes de l'activité des deux membres. La feuille ne possède que deux régions primordiales : l'épiderme et les tissus profonds. On peut appeler ces derniers *région apothéliale*, conformément à la nomenclature introduite par Ernst Hæckel[1] dans l'histologie animale.

On a cherché, il est vrai, à établir une concordance plus intime entre la topographie de la feuille et celle de la racine. Une tentative de ce genre a été basée par M. Famintzin[2] sur l'histogénie de la feuille des Papilionacées. Le limbe, le pétiole des feuilles et même les carpelles et les cotylédons possèdent de très bonne heure six rangées de cellules dont les deux internes représenteraient le plérome et donneraient, outre du parenchyme : l'une le liber, l'autre le bois des nervures. S'il en était ainsi, l'individualisation des feuillets initiaux serait poussée plus loin que dans la racine, car il y aurait une région libérienne distincte de la région ligneuse. M. Bengt Jönsson[3] ne croit pas la théorie de M. Famintzin applicable aux Protéacées. M. Haberlandt[4] démontre que plusieurs Papilionacées se comportent différemment. Ainsi, chez le *Caragana frutescens*, il y a, au début, trois rangées apothéliales. Les faisceaux naissent du feuillet ventral de la deuxième assise dédoublée, tandis que le feuillet dorsal évolue avec la troisième rangée. M. O. Löbel[5] confirme pour une Légumineuse, le *Cæsal-*

1. Ernst HÆCKEL, *Ursprung und Entwickelung der thierischen Gewebe.* (*Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, vol. XVIII, 1884.)

2. FAMINTZIN, *Entwickelung der Blattspreite von* Phaseolus multiflorus (*Botan. Zeitung*, 1875) et *Beitrag zur Keimblattlehre im Pflanzenreiche* (Mémoires de l'Académie de Saint-Pétersbourg, t. XXII, 1876).

3. BENGT JÖNSSON, *Bidrag till Kännedomen om bladest anatomiska byggnad hos Proteaceen.* (Inaug.-Diss. Lund, 1880.)

4. HABERLANDT, *Vergl. Anatomie des assimilatorischen Gewebes der Pflanzen* (*Pringsheims Jahrbücher*. Bd. XIII, 1881.)

5. O. LÖBEL, *Anatomie der Laubblätter, vorzüglich der Blattgrünführenden Gewebe* (*Pringsheims Jahrbücher*, 1889.)

pinia Brasiliensis, les vues de M. Haberlandt, en sorte que la théorie des initiales précoces, propres à chaque région des tissus profonds de la feuille, ne peut être généralisée.

Elle est d'ailleurs impraticable, car elle entraînerait cette conséquence, que les parties correspondantes (bois, liber, etc.) de la feuille et de la racine ne sont pas homologues. Avec la théorie de M. Famintzin, le plérome de la feuille donnerait, outre le bois et le liber avec leur gangue conjonctive, une partie de l'écorce et l'endoderme qui la limite à l'égard des cordons correspondant à tout le cylindre central de la racine. Comme ces cordons apparaissent tardivement au sein du plérome parenchymateux confondu avec le périblème ; comme d'autre part leurs portions organisées en tissus vasculaire, cribreux, conjonctif ne répondent pas à des zones bien délimitées du plérome, on en arriverait à admettre que la feuille n'a ni bois, ni liber, ni conjonctif individualisés, mais possède seulement des cordons cribro-vasculaires analogues à ces faisceaux médullaires de la tige, qui, d'après M. Van Tieghem [1], sont extra-ligneux et extra-libériens.

En présence d'une pareille confusion, il est bien plus naturel de reconnaître que les cloisonnements primitifs du tissu fondamental n'ont rien de plus qu'une simple analogie avec le clivage des trois régions principales de la racine. Malgré leur précocité, leur importance s'efface devant l'opposition plus récente, mais plus constante et plus durable des cordons spéciaux au sein desquels se différencient les faisceaux. La localisation de ces cordons et leur distribution dans la feuille sont réglées, d'après les recherches de M. Prantl [2] par la direction générale de l'allongement des cellules. Cette direction correspond à ce que M. Bertrand [3] appelle les lignes intérieures de maximum d'accroissement. M. Prantl confirme donc pour la feuille les vues si originales, émises par le savant professeur de Lille, sur les règles auxquelles sont soumis l'apparition et les rapports des faisceaux.

Ainsi le système conducteur de la feuille est, à tous égards et

1. Van Tieghem, *Sur les Tubes criblés extralibériens et les vaisseaux extraligneux.* (*Journal de Botanique,* t. V, p. 117, 1891.)

2. Prantl, *loc. cit.,* 1883.

3. Bertrand, *Théorie du faisceau,* 1880.

dès l'époque de sa première ébauche, subordonné au parenchyme lacuneux qui est l'organe essentiel des fonctions de la feuille. Les cordons générateurs des faisceaux sont, à l'égard du tissu fondamental, dans le même rapport que le plérome de la racine ; c'est chacun d'eux qu'il faut homologuer à ce dernier. Toutefois, le terme de plérome n'est pas applicable à ces cordons engendrant chacun un seul faisceau collatéral. Je leur donnerai le nom de *prodesme.*

C. *Topographie de la feuille considérée en elle-même.* — Dans le limbe, partie essentielle de la feuille, les cordons prodesmiques et, par suite, les faisceaux qui en naissent sont toujours dispersés dans un tissu fondamendal diversement organisé. La structure dite « stélique » lui fait défaut. On n'en trouve même, chez les plantes qui nous occupent, aucun rudiment dans les grosses nervures. Il est pourtant un cas où les faisceaux se groupent et tendent à former le cercle, bien que cette tendance soit toujours limitée par la zygomorphie. Dans les pétioles où les faisceaux sont disposés en arc ou en colonne, il s'établit entre eux des connexions aboutissant à une structure identique à la stèle caulinaire. La disposition cyclique des faisceaux est parfois accompagnée de l'individualisation d'une moelle aussi différente de l'écorce que la moelle de la tige. On n'a donc aucune raison pour refuser à cet agencement des faisceaux du pétiole le nom de stèle ; mais c'est une stèle cénogénique, évidemment produite par gamodesmie ; car les faisceaux sont isolés au-dessus et au-dessous du point où ils affectent ce groupement.

Par conséquent dans la feuille, considérée isolément, *la stèle dérive d'une disposition astélique primitive.* M. Van Tieghem, en se basant sur l'étude de la tige, arrive à la conclusion inverse. Nous en tirerons cet enseignement, qu'il faut éviter de conclure d'un membre à un membre différent, tant qu'il n'est pas établi que l'un dérive directement de l'autre. Or, je le répète, on n'a pas plus de raison pour considérer la feuille comme un prolongement de la tige, que la tige comme une agrégation de feuilles.

En résumé : les régions dont nous avons à déterminer les limites dans la feuille sont, en première ligne, l'épiderme et le tissu fondamental, provenant respectivement du dermatogène et du méris-

tème primitif, en seconde ligne, les faisceaux différenciés au sein du tissu fondamental, qui se divise après coup en périblème et prodesme, en troisième ligne, la moelle et l'écorce, qui ne s'opposent complètement l'une à l'autre que dans les portions de feuille fonctionnant comme tige et à la suite de la formation d'une stèle gamodesmique.

II. — Distinction entre l'épiderme et le tissu fondamental.

La distinction de l'épiderme à l'égard de la région apothéliale ne présente en général aucune difficulté, puisque l'épiderme est presque constamment formé d'une seule assise. L'absence de productions secondaires contribue à rendre les frontières indéfiniment nettes. Le périderme de la feuille se localise dans l'exoderme, indépendamment de cloisonnements irréguliers dans les assises suivantes (gaîne d'*Anthyllis Vulneraria* [fig. 103, 104], rachis d'*Apios tuberosa*, etc.). L'épiderme du pétiolule du *Virgilia lutea* offre de nombreuses cloisons, les unes radiales, les autres tangentielles. Comme l'épiderme de la tige est, d'après M. Jännicke[1] le siège de la production du périderme, on peut se demander s'il n'y a pas, dans les dédoublements épidermiques de la feuille, un rudiment de formations secondaires.

On observe du liège cicatriciel intéressant à la fois l'épiderme et le parenchyme. Alors la différenciation commune rend la distinction plus laborieuse. C'est ce que j'ai observé à la base du limbe d'un *Lotus corniculatus*. Dans un limbe de *Psoralea bituminosa*, un nodule glanduleux ayant été déchiré et mis en communication avec l'extérieur, il s'était formé un rempart subéreux aux dépens des diverses régions avoisinant la glande. La disposition rayonnante du liège, tant épidermique que fondamental, ressemblait aux disques considérés par M. de Lanessan[2] comme caractéristiques des feuilles d'*Eucalyptus*. La même confusion de régions existait dans de petites saillies radicales développées sur les stipules du *Parochetus communis* et rappelant en petit ce

1. Wilhelm Jænnicke, *Beiträge zur vergl. Anatomie der Papilionaceen.* (Inaug.-Diss. Marburg, 1884.)

2. De Lanessan, *Histoire naturelle médicale.*

que M. Wakker[1] a décrit chez des *Ribes* sous le nom de *rhizomanie*. Chez l'*Ononis fruticosa*, la gaîne foliaire se dessèche complètement et subérise ses cellules; mais les faisceaux restent vivants et s'isolent du tissu mortifié par un liège circulaire débutant dans l'endoderme et s'étendant parfois jusqu'à l'épiderme. Ce sont là des accidents sans importance.

Dans les saillies qui soulèvent les gros poils, il n'est pas toujours possible de distinguer, sur l'élément adulte, ce qui provient du parenchyme ou de l'épiderme dédoublé. Mais le dédoublement local de l'épiderme au niveau du poil est parfois évident (*Lotus corniculatus, Desmodium Canadense*) [fig. 54]. Il se constate aussi dans des saillies, tantôt mamelonnées et arrondies (fig. 75), tantôt surmontées d'une file de cellules (fig. 76), qui couvrent le rachis du *Robinia hispida*; il intéresse un espace étendu à la face ventrale du rachis de l'*Amorpha fruticosa* et beaucoup de cellules ordinaires de l'épiderme ventral du limbe chez le *Pseudosophora alopecuroides*.

La multiplication des cellules épidermiques est surtout remarquable au niveau des glandes incluses. Chez les *Hallia* (fig. 198) et les *Psoralea* (fig. 199, 200), les nodules glanduleux apparaissent sur de très jeunes rudiments; tout d'abord l'épiderme se dédouble par des cloisons tangentielles; les cellules profondes restent courtes et s'élargissent de manière à paraître plates sur les coupes; les cellules externes se divisent normalement à la surface pour former l'organe sécréteur. Certains nodules du *Psoralea bituminosa* occupent cependant toute l'épaisseur de l'épiderme. La glande, faisant saillie vers l'intérieur, provoque un arrêt de développement du tissu fondamental; en conséquence les assises de ce dernier sont moins nombreuses sous la glande que dans le reste du mésophylle. A l'état adulte, l'assise profonde de l'épiderme, surtout sur les côtés de la glande, paraît se continuer avec l'exoderme, dont elle diffère d'ailleurs par la forme des cellules. Chez l'*Amorpha glabra* (fig. 195-197), c'est l'inverse qui se produit. Le segment externe forme un épiderme de remplacement, absolument comme le segment interne de l'endo-

1. WAKKER, *Archives néerlandaises*, t. XXIII, p. 396, 1889.

derme, chez certaines Composées, et plus rarement le segment externe, après le clivage local qui prélude à la formation des canaux oléifères, régénère l'assise plissée. L'exoderme, refoulé par la glande, garde des cellules plates et ressemble beaucoup à l'assise profonde de l'épiderme des *Hallia*. On pourrait croire, d'après l'inspection directe des feuilles adultes, que la glande est due à un dédoublement de l'exoderme, d'autant plus que le développement montre qu'elle se localise dans la région correspondante chez le *Dalea alopecuroides* (fig. 191, 192). Les limites de l'épiderme sont donc difficiles à reconnaître au niveau de ces glandes incluses, en raison du dédoublement exceptionnel des assises et de la localisation variable du nodule dans ces couches secondaires. Une telle inconstance chez des genres voisins n'a rien de surprenant, si l'on songe qu'elle a déjà été signalée par M. Rauter chez une seule et même espèce, le *Dictamnus Fraxinella*.

Quand les massifs sécréteurs font saillie comme chez les Stylosanthées (fig. 29-36), il devient impossible de dire, d'après l'examen des exemplaires développés, où finit l'épiderme à leur niveau. L'accumulation des produits de sécrétion jette donc, dans la structure de l'épiderme, un trouble analogue à celui que provoquent les contacts irritants déterminés par les blessures ou les parasites.

Quelque limités que soient les dédoublements de l'épiderme, le fait de leur existence nous impose l'obligation de chercher à quels signes nous reconnaîtrons que l'épiderme est simple et que le deuxième rang de cellules appartient à une région différente. L'épiderme est toujours continu, en dehors de l'écartement des cellules stomatiques, qui n'est représenté par rien d'équivalent dans les autres régions. Les cellules du tissu fondamental, au contraire, circonscrivent de véritables méats au moins sous les stomates. L'existence de ces chambres assure immédiatement qu'on n'est pas en présence d'un dédoublement de l'épiderme; car, lorsque les stomates existent dans un épiderme double, c'est à la seconde assise qu'ils s'intercalent, comme je l'ai figuré autrefois chez l'*Orthotrichum tenellum*. Les Papilionacées ne m'ont pas offert d'épiderme dédoublé au niveau des stomates. Les cel-

lules épidermiques ont souvent un contour sinueux ou en zigzag, avec des épaississements localisés aux angles. Jamais cette disposition n'existe dans le tissu fondamental ; d'ailleurs les cellules irrégulières ne se clivent pas.

L'épiderme des Papilionacées, constamment adapté à la vie aérienne, est aquifère et s'oppose au parenchyme vert et lacuneux du limbe. Au niveau des nervures, les cellules du tissu fondamental, plus serrées et privées de chlorophylle, restent bien distinctes de l'épiderme, tant par la discordance des cloisonnements des deux régions que par la continuité entre l'épiderme qui les recouvre et celui du mésophylle. La même discordance et la forme des cellules opposent encore les deux régions, quand les exodermes du limbe deviennent à leur tour des réservoirs d'eau ou de tanin, phénomène dont nous verrons de nombreux exemples.

La présence des cristaux ne fournit pas un caractère distinctif invariable ; mais elle acquiert une grande valeur, quand on suit l'évolution de l'appareil. On constate, en effet, chez certains genres, la localisation exclusive de l'oxalate de chaux dans le tissu fondamental, tandis que chez d'autres il forme des systèmes épidermiques bien définis. La localisation exodermique des cristaux dans la gaîne chez les Trifoliées (fig. 155), les Coronillées (fig. 154), leur développement dans l'épiderme du calice chez les Lotées donnent à chaque région une allure propre, précisément dans les parties de la feuille où l'on chercherait vainement la différenciation liée aux fonctions assimilatrices. Mais les distinctions basées sur ces caractères ne peuvent être appréciées que par la morphologie comparée : la simple constatation d'une différence de structure n'apprend rien.

La localisation du système oxalifère dans l'épiderme des feuilles assimilatrices entraîne le transfert du rôle aquifère de l'épiderme dans l'assise suivante ; l'exoderme incolore, sous-jacent aux plages oxalifères, ressemble si bien à l'épiderme du reste de la feuille, qu'il a pu être pris pour l'épiderme lui-même, chez les *Stylosanthes* (fig. 140, 141). Si nous n'avions comme terme de comparaison les *Arachis, Dalea* et à un moindre degré les *Petalostemon,* nous serions tentés de supposer un dédoublement de l'épiderme, avec division du travail assignant à l'assise externe la

fonction sécrétrice, à l'assise interne la fonction de réservoir d'eau.

Ainsi les limites de l'épiderme sont généralement évidentes ; il y a pourtant quelques cas difficiles dont la solution relève de l'étude du développement et, d'une façon moins péremptoire, de la morphologie comparée.

III. — Distinction entre le faisceau isolé et le tissu fondamental.

Dans la racine, la limite des régions issues respectivement du périblème et du plérome est doublement tranchée par l'existence du péricycle et de l'endoderme. Trouvons-nous, à la périphérie du prodesme, une zone frontière équivalente du péricycle ? L'existence de prodesmes indépendants représente, comme je l'ai indiqué plus haut, ce que l'on nomme structure astélique.

Or, d'après M. Van Tieghem[1] : « *Dans la structure astélique, il n'y a pas de conjonctif, partant pas de péricycle, de même qu'il n'y a ni moelle ni rayons médullaires.* » Mais c'est là une vue purement théorique ; car l'énoncé de cette loi est immédiatement suivi de ce correctif, qui l'annule dans la pratique : « Il est vrai que l'assise de cellules qui sépare le liber du faisceau libéroligneux d'avec son endoderme particulier provient, pour sa partie externe supra-libérienne, du péricycle de la stèle primitive d'où provient *toujours* la structure astélique : mais pour ses flancs elle provient des rayons médullaires de cette stèle et pour sa partie interne, supra-ligneuse, de sa moelle. » Ainsi le cordon astélique n'aurait, par lui-même, ni péricycle, ni moelle, ni rayons médullaires ; mais en réalité il est accompagné de portions du péricycle, de la moelle, des rayons médullaires empruntés à la stèle dont il provient. Ces éléments forment aux faisceaux une enveloppe nommée par M. Van Tieghem *péridesme*.

Les faisceaux de la feuille, issus des cordons prodesmiques, comprennent deux régions constantes : du bois sur la face ventrale, du liber sur la face dorsale. On ne voit rien de plus vers le

1. Van Tieghem, *Péricycle et péridesme.* (*Journal de Botanique*, t. IV, p. 433, 1890.)

sommet des fines nervures (fig. 105). A l'extrême pointe, les cellules vasculaires débordent même le liber et peuvent le coiffer entièrement. Mais pour peu que l'on descende, on trouve, entre l'endoderme et les cordons conducteurs, une zone indifférente, un tissu conjonctif annexé au faisceau sur le dos du liber et sur le ventre du bois; plus bas encore, cette gaîne s'étend aux flancs du faisceau et l'enveloppe totalement (fig. 106-108).

Le péridesme ainsi constitué n'appartient pas au tissu fondamental, mais au faisceau. Il naît du prodesme, comme le liber et le bois, mais en dehors du procambium qui donne les deux autres régions. Tantôt le procambium prend les devants pour entrer en jeu, et le péridesme en reste aussi nettement distinct que le péricycle de la racine; tantôt l'activité du péridesme est précoce et cette accélération a pour effet, en unissant plus intimement l'évolution du péridesme à celle du procambium, de rendre très obscures les limites du premier à l'égard du bois et surtout du liber. La distinction est particulièrement laborieuse, quand des fibres, analogues à celles de la gaîne extérieure du péridesme, ou des idioblastes à cristaux, propres à cette région, viennent s'insinuer entre les îlots cribreux, ou quand des tubes cribreux se différencient sur les flancs du liber jusqu'au voisinage de l'endoderme. C'est ce qu'on voit, par exemple, dans les faisceaux de la gaîne foliaire de l'*Anthyllis Vulneraria* (fig. 108). En même temps que le péridesme subit la différenciation cribreuse au voisinage du liber, il forme vers la pointe, plus rarement sur le flanc du bois, du sclérenchyme à cloisons ponctuées presque transversales (fig. 107).

Une autre complication s'ajoute aux précédentes : les files vasculaires et les groupes cribreux issus du procambium des faisceaux isolés sont séparés par des rayons parenchymateux qui sont en continuité avec le péridesme. Doit-on y voir de véritables rayons médullaires, appartenant au même tissu conjonctif que le péridesme et considérer chaque îlot libérien avec la file correspondante de vaisseaux, comme issu d'un procambium propre ? On est assez tenté de répondre par l'affirmative, si l'on considère que les plus fines nervures sont précisément réduites à un semblable groupe. Mais, dans la pratique, il est plus commode de

considérer comme un seul bois et un seul liber composés l'ensemble plongé dans un péridesme unique. C'est d'ailleurs ce que l'on admet aussi pour les faisceaux de la tige.

Enfin le péridesme est le siège de formations secondaires. Chez l'*Anthyllis Vulneraria,* à la base des faisceaux de la gaîne des feuilles radicales, le péridesme latéro-ventral se recloisonne tangentiellement à l'endoderme (fig. 106). Le cambiforme centrifuge ainsi organisé se raccorde avec l'axe générateur de bois et de liber secondaires (fig. 108). Si l'on remonte un peu plus haut, on le voit disparaître d'abord au milieu de la face ventrale (fig. 107) et laisser progressivement affleurer contre l'endoderme la portion scléreuse qu'il revêtait à la base de la feuille. Plus haut il ne se forme même plus sur les flancs et simule un simple prolongement de l'arc cambial. Celui-ci à son tour cesse de se constituer et les productions secondaires manquent totalement aux niveaux plus élevés.

Dans les faisceaux où ce cambiforme n'est pas développé, le stéréome péridesmique se raccorde avec le bois normal en prenant une disposition vaguement rayonnée. Si l'on n'y prenait garde, on pourrait croire que ce sont des fibres ligneuses, que le bois s'est beaucoup prolongé de chaque côté.

Chez le *Lotus ornithopodioides* et plusieurs autres espèces, le cambiforme péridesmique du faisceau médian se raccorde, à la base de la gaîne, avec les faisceaux destinés au bourgeon. Ceux-ci sont alors réunis au premier en une *stèle gemmo-foliaire,* dont les composantes s'isolent un peu plus haut, au niveau où cessent les productions secondaires.

Ainsi le péridesme, sans être toujours bien distinct du procambium, est pourtant individualisé au même degré que le conjonctif des autres membres. J'ajouterai que *la portion externe,* par sa prédisposition à organiser des fibres, *se distingue du péridesme latéral, comme le péricycle de la tige le fait à l'égard des rayons médullaires et le même nom lui est applicable,* puisqu'elle se continue avec le péricycle de l'axe et qu'elle diffère du reste du conjonctif, autant que son homologue de la tige, par sa structure comme par ses *rapports intimes avec le liber,* dont elle n'est, à vrai dire, qu'*un démembrement cénogénique.*

Si la loi posée par M. Van Tieghem sur l'absence de péridesme dans la structure astélique était démontrée, elle éclairerait la structure de la feuille ; nous en tirerions ce corollaire intéressant, que les faisceaux de la feuille dérivent d'une stèle primitive. Mais comme une telle déduction ne peut être basée sur une assertion aussi hypothétique, voyons quel degré de vraisemblance cette opinion comporte en elle-même. La stèle n'existant pas, en fait, dans la feuille, il faudrait admettre que ce membre est une expansion de la tige et que ses cordons prodesmiques sont des prolongements directs des systèmes homologues de l'axe. Or une partie des faisceaux de la feuille se différencie isolément dans l'appendice, avant de se raccorder avec les faisceaux de la tige. Ce fait peut s'expliquer par une accélération évolutive dans la région distale. Toujours est-il qu'en lui-même, il est plus favorable à la théorie de l'indépendance des faisceaux foliaires qu'à celle de leur subordination à la stèle caulinaire. Sans contester l'intérêt théorique de l'opinion de M. Van Tieghem, je ne la crois pas démontrée par ce qu'on sait, ni même facilement démontrable en ce qui concerne la feuille. Préférant le domaine des faits à celui des idées, même les plus séduisantes, j'éviterai d'appliquer à l'étude de ce membre la théorie qui voit dans une stèle le point de départ de la disposition isolée des faisceaux.

Le péridesme n'est pas une région uniforme comme l'épiderme. Son épaisseur, son étendue, son existence même varient avec la puissance des faisceaux dans une même feuille ; sa structure diffère selon qu'on la considère du côté du bois ou du côté du liber. Il est donc fort possible que *cette zone secondaire résulte tout simplement d'une adaptation commune des portions périphériques du bois et du liber, organisées comme tissus limitants.* Le péridesme dorsal ou libérien (péricycle) est fibreux au moins dans les gros faisceaux. Les fibres ne sont pas toujours lignifiées; mais elles se reconnaissent à l'épaississement particulier de leurs membranes. Les fibres, étant surtout développées vers la périphérie et faisant défaut au tissu fondamental, marquent la limite des régions ; mais elles s'interrompent souvent pour faire place, soit à des tanifères, soit à des cellules ordinaires à contenu aqueux ou amylacé. Dans ce dernier cas, la continuité des assises est, sur

l'exemplaire développé, le seul indice des divisions topographiques. L'assise externe du péridesme est souvent cristallifère (fig. 112); mais ce n'est pas là un indice fidèle, car il est bien rare que l'endoderme ne partage pas ses fonctions sécrétrices. Fréquemment le dépôt de l'oxalate est limité à cette dernière région (fig. 156, 164) et il caractérise l'endoderme aussi nettement et bien plus généralement que l'exoderme chez beaucoup de Trifoliées. Si l'on connaît l'évolution du groupe considéré, la localisation des cristaux devient donc un caractère distinctif du faisceau et du tissu fondamental. L'endoderme jeune est fréquemment amylacé.

Sur les exemplaires secs de l'*Anthyllis maritima,* les parois transversales de l'endoderme se plissent suivant des lignes régulières, radiales ou légèrement obliques et bifurquées (fig. 109). Cette disposition se retrouve dans l'épiderme et dans les assises externes de l'écorce; mais, faisant défaut au péridesme, elle offre un caractère utile pour saisir la limite entre le tissu fondamental et le faisceau.

Les cellules du parenchyme alternent généralement d'une assise à l'autre, en sorte que la discordance entre l'endoderme et le péridesme n'est pas démonstrative. Pourtant, dans la nervure médiane du rachis du *Coronilla varia,* l'assise contiguë au faisceau subit un cloisonnement tangentiel et forme, comme dans la racine, des séries radiales dont le dernier terme est l'endoderme.

Du côté ventral les limites du faisceau se reconnaissent le plus souvent à la différence de taille des éléments, à l'épaississement ou à la lignification du péridesme, à la localisation des cristaux dans l'endoderme, etc. Dans les fines nervures, l'endoderme forme une gaîne de grandes cellules aquifères.

L'endoderme se distingue donc à des caractères multiples; mais on n'y trouve pas les plissements spéciaux qui, dans la racine, ont presque acquis la valeur d'un signe infaillible, en raison de leur rareté dans les autres zones.

IV. — Distinction entre l'écorce et la moelle.

Le tissu fondamental des pétioles peut être divisé par les faisceaux en écorce et en moelle. Ces deux régions communiquent

toujours entre elles ou se confondent complètement, au moins à la base de la feuille.

M. Casimir de Candolle[1] reconnaît que la disposition des faisceaux du pétiole en arc ou en cercle, leur isolement ou leur union en un système continu dépendent du degré de développement. De cette façon, dans une même espèce, dans un même individu, le type varie suivant que la feuille envisagée s'arrête à un stade plus ou moins avancé.

Le groupement des faisceaux est aussi influencé par une adaptation à des conditions mécaniques spéciales. Ainsi, dans les régions flexibles des pétioles, telles que les renflements moteurs, les faisceaux se rapprochent de l'axe et confluent en un cordon unique, analogue à une stèle; dans le rachis, qui constitue un levier rigide, les faisceaux s'écartent; mais ils peuvent être reliés en un arc ou un tube inflexible, soit par une simple sclérose du parenchyme intermédiaire, soit par le jeu d'arcs cambiformes, quand l'organe acquiert à un plus haut degré une fonction de support analogue au rôle habituel des tiges dressées. Le parenchyme inclus se différencie alors comme une vraie moelle et se lignifie totalement, ou bien la sclérose est limitée à un étui périphérique et alors les grandes cellules axiles gardent des parois minces ou même capables de se résorber (*Bonaveria Securidaca* [fig. 115], *Galega officinalis*).

L'épaississement et la lignification des cordons conducteurs et des tissus subordonnés, notamment du péricycle, sont sous la dépendance des mêmes influences. On pouvait donc concevoir *a priori* que ces caractères sont sujets à des variations extrêmes chez des espèces voisines, puisqu'à vrai dire les dispositions différentes ne sont pas des caractères opposés, mais de simples degrés dans l'évolution des mêmes caractères. Les botanistes de l'école de Wigand n'ont pas été heureusement inspirés en s'attachant, dans la comparaison des plantes, aux formations secondaires. M. Plitt, en étudiant le pétiole d'après les principes mêmes considérés par M. C. de Candolle comme insuffisants, a dû reconnaître l'impossibilité de poser des conclusions taxinomiques.

1. Casimir de Candolle, *Anatomie comparée des feuilles*. (*Loc. cit.*, 1879.)

Cependant ces caractères ne sont pas absolument négligeables. Certaines tribus, comme les Trifoliées, ont gardé un port si constant dans tous leurs représentants, que les rapports des faisceaux de la feuille y sont devenus palingéniques. Les faisceaux restent isolés à tous les niveaux, sauf dans le pétiolule, où tout le système conducteur conflue en un arc plongé dans une gangue collenchymateuse. Seul, le *Parochetus communis* présente à la base du rachis un coussinet prenant la structure des organes moteurs. Les faisceaux, tout en restant disposés en arc, sont enveloppés par un tissu conjonctif de nature collenchymateuse, occupant l'ensemble du péricycle, de la moelle et des rayons de la stèle.

Beaucoup de Lotées se comportent comme les Trèfles. Chez l'*Anthyllis lotoides,* les trois faisceaux internes du rachis sont unis par une plaque scléreuse, dans laquelle est plongée leur région ligneuse. Chez l'*Anthyllis Henoniana* (fig. 110, 111), il y a encore cinq faisceaux sur une coupe moyenne du rachis. Les deux extrêmes sont grêles et isolés; les trois autres sont réunis par leur conjonctif. Ce conjonctif est représenté, au niveau du liber, par des rayons étroits de cellules à parois minces en partie cristallifères, sur les côtés et en dedans du bois par un massif scléreux commun que l'on pourrait considérer comme une moelle. La stèle est mieux définie chez l'*Anthyllis sericea ;* car les faisceaux forment un cercle complet, épais du côté dorsal, réduit à des files étroites de vaisseaux sur la face ventrale, tandis que les flancs offrent de larges rayons.

Chez le *Tetragonolobus siliquosus,* les faisceaux (fig. 113), isolés à la base du rachis, s'unissent un peu plus haut par les péricycles ; l'espace qui sépare les arcs fibreux est occupé par des tanifères appliqués contre l'endoderme. Sous les cellules sécrétrices, des rayons parenchymateux sans méats se fondent peu à peu du côté ventral dans l'écorce lacuneuse. Vers le nœud foliolaire, l'arc des faisceaux prend une plus forte courbure et arrive à se fermer complètement. Comme le péricycle est continu à la périphérie, une portion d'écorce se trouve entièrement incluse à ce niveau entre les faisceaux et prend l'aspect d'une moelle, bien que, plus bas, elle communique largement avec le reste du tissu fondamental.

L'*Hosackia crassifolia* présente un plus haut stade de cette évolution que les autres Lotées. Un étui médullaire se forme par lignification de la portion des rayons étendue d'un bois à l'autre des faisceaux et limitée exactement, en dehors, au niveau du cambium. Parfois même l'arc générateur s'étend de chaque côté des faisceaux et plus rarement les relie, en donnant des formations secondaires centrifuges.

Dans d'autres tribus, l'analogie avec la tige est poussée plus loin; car le cambium et les ponts qui relient les arcs générateurs des faisceaux donnent du bois secondaire : par exemple chez le *Dalea alopecuroides* et plus encore chez les *Petalostemon candidum* et *Indigofera Dosua*.

C'est surtout chez les Hédysarées et les Phaséolées que le rachis prend une structure caulinaire. Pour fixer les idées, voyons ce qui se passe chez le *Lablab vulgaris*. Au sommet du renflement moteur rachidien, les faisceaux se dispersent; l'écorce s'unit par de larges rayons avec le parenchyme interne semblable à elle, mais formé de cellules régulièrement croissantes jusqu'à l'axe, où elles atteignent un diamètre de 225 μ. Chaque faisceau reste accompagné d'un grand cordon triquètre de parenchyme à éléments plus petits, péridesmiques si l'on veut, analogue à la moelle de la tige et renfermant, comme celle-ci, des cellules recloisonnées à cristaux. Quelques cellules du parenchyme interne, peu éloignées de ces groupes péridesmiques, se recloisonnent et donnent des cristaux; mais les plus proches de l'axe en sont exemptes.

Quand on passe au rachis proprement dit, on voit (fig. 133) des arcs cambiaux, qui donnaient déjà, dans la région précédente, des productions secondaires intrafasciculaires, fonctionner plus activement. En outre, la lignification envahit les rayons interfasciculaires, en se limitant brusquement, en dehors, par une ligne allant d'un cambium à l'autre et en s'éteignant progressivement vers l'intérieur. Cette sorte de gaîne médullaire s'applique directement sur les flancs du bois et revêt même la face interne des plus petits faisceaux. Si l'arc générateur reste mou à ses extrémités (nervure médiane), la gaîne pseudo-médullaire reste séparée par quelques cellules de l'arc scléreux du péridesme dorsal; mais, plus souvent, la lignification s'étend aux bords du cambium, de

manière à rejoindre l'arc dorsal. Elle semble donc, par sa portion externe, continuer les arcs fibreux qui revêtent le dos des faisceaux et forme avec eux une assise tout à fait analogue au péricycle de la tige. Cette comparaison est d'autant plus légitime qu'à partir des petits faisceaux, une ou deux assises de cette gaîne scléreuse s'organisent en fibres semblables à celles du péricycle par leur couche externe lignifiée et par les assises d'épaississement non lignifiées. En outre, la gaîne scléreuse des rayons est tapissée extérieurement par une assise de cellules incolores, se continuant directement avec l'endoderme superposé aux faisceaux et présentant les mêmes caractères.

En un mot, on n'a plus dans le rachis, comme au sommet du renflement moteur ou dans la zone de raccordement de la feuille avec la tige, des faisceaux isolés dans un tissu fondamental homogène, mais un cylindre central, aussi nettement opposé à l'écorce que celui de la tige et limité comme lui par un endoderme. En même temps, l'écorce devient lacuneuse et richement pourvue de chlorophylle, tandis que la moelle a des cellules polyédriques et incolores.

La structure classique de la tige, considérée par bien des auteurs comme primitive, est ici évidemment secondaire. L'individualisation de l'écorce à l'égard de la moelle, la différenciation d'un endoderme et d'un péricycle dans les rayons interfasciculaires s'effectuent progressivement au sommet du renflement moteur, à mesure que le rachis s'organise en un support rigide, fonctionnant comme tige et accessoirement comme organe assimilateur. Je n'ai pas à discuter ici, si le cylindre central de la tige n'a pas pour origine, comme la stèle du rachis du *Lablab,* un phénomène de gamodesmie et une extension au tissu fondamental interfasciculaire de la différenciation endodermique et péricyclique limitée dans le principe au dos des faisceaux. En tous cas les origines de la structure habituelle de la tige sont loin d'être élucidées et je crois utile d'appeler l'attention des botanistes qui aborderont ce problème, sur la réalisation possible de la structure caulinaire dans un membre à faisceaux collatéraux essentiellement indépendants, par suite d'une simple adaptation de ce membre au rôle principal de la tige.

La distinction est bien moins nette chez l'*Erythrina Crista-galli*. Les faisceaux font une forte saillie dans l'écorce du rachis. Entre eux, les rayons étroits sont lignifiés; mais les cellules extrêmes se transforment progressivement en parenchyme semblable à l'écorce et à la moelle. Quelques stéréides débordent même les fibres externes des arcs péricycliques, de manière à combler partiellement l'espace qui sépare les faisceaux du côté de l'écorce. Il n'est donc pas possible de marquer les limites entre le parenchyme externe et le parenchyme stélique au niveau des rayons. La moelle n'en est pas moins très distincte de l'écorce par ses grandes cellules à parois minces dans la portion axile.

Dans la vrille du *Lathyrus Aphaca,* dans le rachis du *Caragana arborescens,* les éléments corticaux s'allongent, en même temps que leurs parois épaissies et ponctuées se lignifient au contact des arcs fibreux, en sorte que la sclérose ne distingue plus la région médullaire.

Ailleurs, les cellules axiles lignifient leurs membranes; mais cette transformation chimique s'arrête en deçà du niveau correspondant à l'endoderme. Ainsi, dans le rachis de l'*Arachis hypogœa,* la sclérose ne s'étend pas jusqu'aux faisceaux et le cylindre jalonné par les cinq grosses nervures n'est nullement limité dans les rayons.

Chez certains *Astragalus,* tels que l'*A. Juvenalis,* les portions internes du parenchyme subissent une lignification diffuse, tandis que, chez des espèces voisines, comme l'*A. falcatus,* le tissu fondamental reste homogène. Chez le *Coronilla varia,* les cellules scléreuses externes sont à la hauteur du péricycle vers le milieu de l'espace interfasciculaire; mais elles diffèrent à peine, pour la forme, des cellules avoisinantes de l'écorce et de plus, la lignification s'arrête au pourtour du faisceau qui est, en apparence, exclu du cylindre central. Il en est à peu près de même chez le *Bonaveria Securidaca.* Et pourtant la région interne du tissu fondamental simule une moelle (fig. 115), au point que les cellules comprises à l'intérieur de l'étui lignifié ont des parois très délicates, finalement résorbées. Vers la base du rachis, il n'y a plus aucune différence entre le parenchyme externe et le parenchyme intra-fasciculaire; on voit seulement (fig. 114) quelques

cellules, isolées dans l'intervalle des faisceaux, lignifier leur paroi sans se différencier autrement.

Chez un grand nombre d'espèces, la lignification s'arrête exactement au niveau du cambium, par exemple chez le *Galega officinalis,* chez divers *Vicia, Orobus,* etc. La sclérose de la région péricyclique rejoint la sclérose de la région ligneuse chez les *Glycyrrhiza fœtida, Tephrosia Virginica, Wistaria Sinensis, Amorpha fruticosa, Robinia hispida, Lupinus varius, Desmodium Canadense, Alagi camelorum, Amicia Zygomeris, Stylosanthes cerriifolia, Psoralea bituminosa, Apios tuberosa, Soja hispida.* Chez plusieurs de ces espèces, les cellules les plus externes des gros rayons sont dépourvues de lignine; elles sont pourtant très distinctes de l'endoderme par leur faible diamètre. Cette particularité est bien accentuée chez les *Hedysarum Sibiricum, Psoralea verrucosa.* Une ouverture ventrale fait communiquer le parenchyme analogue à la moelle avec l'écorce. Chez l'*Adesmia balsamica,* les faisceaux unis en arc par les fibres péricycliques semblent isoler une moelle du côté dorsal; mais cette moelle se fond avec le parenchyme général sur la face ventrale.

On trouve donc, suivant les espèces, des dispositions stéliques aussi claires que dans la tige ou bien des états intermédiaires entre la stèle et les faisceaux isolés. La tendance à l'union des cordons conducteurs en une colonne se traduit par un changement brusque dans la forme des cellules du parenchyme ou dans la constitution chimique de leurs membranes, au niveau correspondant à la limite de chaque faisceau. La constitution stélique, d'ailleurs, est toujours locale et due à une confluence de ces mêmes cordons, que nous voyons isolés dans la zone de raccordement de la feuille avec la tige.

La distinction entre l'écorce et la moelle est donc rarement complète dans la feuille, souvent très obscure, et n'a pas acquis dans ce membre la valeur palingénique qu'elle possède dans la tige.

V. — Appareils de la feuille.

Après avoir ébauché les grandes lignes de la topographie foliaire, nous examinerons les appareils qui se distribuent dans

l'ensemble du corps. Ils ne respectent pas toujours les frontières anatomiques anciennement établies. Un premier appareil domine toute l'organisation foliaire : l'appareil de l'absorption gazeuse. L'appareil réellement absorbant, c'est-à-dire les parois qui confinent aux méats, est trop mal défini pour offrir une base aux comparaisons morphologiques. Mais les stomates, en réalisant une disposition qui concilie les exigences de la protection avec les exigences des échanges gazeux, sont devenus l'organe directeur et régulateur de l'absorption. L'*appareil stomatique* mérite donc de passer en tête de la description de la structure de la feuille. Nous étudierons ensuite l'*appareil cribro-vasculaire,* l'*appareil parenchymateux* et l'*appareil accumulateur*. Sous ce dernier nom je réunis tous les éléments différenciés en vue de conserver des produits accessoires issus de l'activité du protoplasma, sans m'inquiéter de savoir si ce sont des dépôts résorbables et renouvelables (réserves), ou des dépôts fixés définitivement et désormais sans emploi (sécrétions), ou enfin des dépôts permanents, mais adaptés à des rôles divers (matériaux de différenciation). Les points de vue biologiques indiqués par ces appellations diverses ne correspondent à aucune donnée morphologique précise ; bien souvent une même substance a une destinée variable suivant les circonstances et fonctionne indifféremment comme réserve ou comme sécrétion. De même certains dépôts celluloso-pectiques, après avoir consolidé la membrane, peuvent être résorbés. Ces considérations justifient la réunion de toutes ces accumulations sous une dénomination commune et leur étude morphologique dans un même chapitre.

CHAPITRE V

L'APPAREIL STOMATIQUE

I. — Structure du stomate.

Les stomates des Papilionacées sont formés de deux cellules réniformes, circonscrivant l'ostiole suivant la règle habituelle. J'ai pourtant rencontré, sur le rachis du *Colutea arborescens,* à côté des stomates normaux, des stomates munis de 3-4 cellules. Tantôt cette disposition résultait d'un recloisonnement tardif d'une ou des deux cellules ordinaires et l'ostiole gardait sa forme de navette (fig. 117, 118) ; tantôt l'apparition des cloisons supplémentaires avait été précoce et s'était accompagnée d'un décollement ; l'ostiole devenait alors triangulaire ou losangique (fig. 116).

M. R. Zeiller[1] a constaté que, dans une Junipérinée crétacée, le *Frenelopsis Hohenеggeri* Schenk, les orifices stomatiques offrent, au lieu de la simple fente rectiligne ordinaire, une ouverture stelliforme à 4 ou 5 rayons ; les cellules de bordure du stomate sont réunies en rosette au nombre de 4, 5. D'après le même auteur, cette constitution du stomate n'aurait guère d'analogue que dans les pores des Marchantiées. Encore la structure et le développement de ces derniers organes sont-ils absolument différents. « Il serait cependant assez singulier, ajoute M. Zeiller, et assez peu vraisemblable que cette forme étoilée des stomates fût un fait isolé, n'existant que chez le seul *Frenelopsis Hoheneggeri,*

1. R. Zeiller, *Observations sur quelques Cuticules fossiles.* (*Annales des sciences naturelles,* 6e série, t. XIII, 1882.)

et peut-être faut-il s'attendre à la retrouver quelque jour sur d'autres plantes fossiles, sinon même dans la nature vivante. »

En effet W. P. Schimper[1] avait déjà mentionné, plus de trente ans auparavant, une structure assez semblable chez les Polytrics, sans en expliquer bien nettement l'origine. Ayant étudié le même sujet, je suis arrivé, de mon côté[2], aux conclusions suivantes:

« Sur quelques-uns de ces organes, les cellules de bordure, après s'être formées comme d'habitude, se cloisonnent transversalement et la cloison s'épaissit. Cette segmentation secondaire est le plus souvent bilatérale. L'ensemble du stomate n'en garde pas moins à l'origine sa forme elliptique ; une dépression au niveau des cloisons perpendiculaires à la fente se montre assez tard, permettant toutefois, presque toujours, de reconnaître que le cloisonnement s'est opéré en deux temps et qu'il n'y a pas quatre cellules de bordure équivalentes, comme on le dit parfois. Cependant on conçoit la possibilité d'une accélération de développement, qui ferait apparaître à la fois deux cloisons rectangulaires identiques ; leur écartement simultané déterminerait alors un orifice crucial, comme celui du *Frenelopsis* fossile. »

Les stomates du *Colutea arborescens* s'arrêtent aux divers stades de cette évolution. La facilité avec laquelle cette disposition apparaît sur quelques stomates seulement de cette plante justifie pleinement l'opinion suivant laquelle M. Zeiller considérait ce caractère comme insuffisant pour jeter des doutes sur les affinités du *Frenelopsis* avec des Cupressinées à stomates ordinaires. Chez les Papilionacées, je lui attribue une valeur taxinomique plus faible encore et je n'en fais mention qu'à titre de curiosité.

L'histologie des stomates ne m'a rien offert de spécial. Leur épaisseur par rapport à celle des cellules épidermiques, leur situation en profondeur, c'est-à-dire leur concordance avec la surface interne ou avec la surface externe ou avec le niveau moyen de l'épiderme sont, comme on sait, en rapport avec les conditions

1. W. P. Schimper, *Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses*. (*Mémoires de la Société du Muséum d'hist. nat. de Strasbourg*, t. IV, 1re livr., 1850.)

2. Vuillemin, *Sur les Homologies des Mousses*. (*Bulletin de la Société des sciences de Nancy*; année 1885, fasc. XIX, 1886.)

de la transpiration et le plus souvent elles ne présentent pas même une valeur spécifique. J'indiquerai seulement certaines relations entre la taille et la profondeur des stomates d'une part, la forme des éléments épidermiques d'autre part.

Quand les cellules sont très bombées ou papilleuses, les cellules stomatiques sont beaucoup moins hautes et s'insèrent, soit vers le milieu de la hauteur des cellules annexes (*Hammatolobium lotoides, Physanthyllis tetraphylla, Anthyllis genistæ*), soit au voisinage de la face profonde (*Ornithopus compressus, Tetragonolobus siliquosus*) [fig. 130], soit de façon à placer leur face interne exactement sur le plan de la face interne de l'épiderme (*Colutea arborescens, Lotus tenuis*) [fig. 129]. Cette dernière disposition se retrouve aussi dans des épidermes à cellules à peine saillantes, par exemple chez les *Hosackia glabra, Anthyllis Barba-Jovis, A. sericea*. Chez d'autres espèces, les stomates affleurent à la surface de l'épiderme, sans en atteindre la face profonde. Tels sont ceux des *Genista Saharæ, Glycyrrhiza echinata, Psoralea bituminosa* (fig. 131), *Anthyllis Cornicina, A. cytisoides*. Chez le *Cicer arietinum*, les cellules stomatiques font une notable saillie.

Sur un même limbe, on trouve des différences d'un épiderme à l'autre, comme M. Haberlandt[1] en a décrit chez le *Populus pyramidalis*. Dans ce cas, les stomates dorsaux sont plus superficiels que les stomates ventraux. Ainsi, chez l'*Anthyllis Vulneraria* type, les stomates affleurent à la surface sur l'épiderme dorsal et sont appliqués au milieu de la hauteur des cellules annexes sur l'épiderme ventral. Cette dernière disposition caractérise l'épiderme dorsal de la variété *maritima*, dont les stomates ventraux s'enfoncent jusqu'au niveau de la face interne.

Ces faibles différences entre les deux épidermes manquent à la plupart des espèces et les stomates sont également nombreux sur les deux faces, chez la plupart des Lotées et des Trifoliées. Les stomates prédominent pourtant sur la face ventrale des limbes pliés du *Trifolium Alpinum* et de plusieurs de ses congénères. L'épiderme ventral en est moins habituellement pourvu dans

1. HABERLANDT, *Physiologische Pflanzenanatomie*. Leipzig, 1884, p. 310, fig. 105.

d'autres tribus, telles que les Galégées. Les stomates sont en général abondants sur les deux faces du rachis ; mais ils manquent aux pétiolules et aux coussinets moteurs.

II. — Appareil stomatique.

Contrairement aux diverses particularités qui viennent d'être mentionnées brièvement, l'aspect de l'appareil stomatique adulte et ses relations avec les cellules épidermiques contiguës méritent d'être examinés avec le plus grand soin. M. Vesque attache, comme on sait, à ces caractères, une valeur taxinomique de premier ordre ; c'est une de ces particularités anatomiques auxquelles il décerne la dignité de caractère de famille. Il était donc important de rechercher si les Papilionacées présentent à cet égard un type constant ou tout au moins une certaine uniformité dans des subdivisions naturelles.

Les rares indications bibliographiques relatives à ce sujet n'étaient pas bien encourageantes. D'après M. Lemaire[1], les stomates du Baguenaudier sont situés entre 4 ou 6 cellules de l'épiderme. M. Maury[2] déclare les stomates dépourvus de cellules annexes chez les *Crotalaria Saharæ, Argyrolobium uniflorum, Genista Saharæ, Retama Durieui, Astragalus Gombo, Trigonella anguina, Psoralea plicata :* par conséquent chez des plantes prises çà et là dans la famille. Mais un examen attentif des espèces précitées prouve qu'il ne faut pas tenir grand compte d'observations superficielles, mentionnées dans des travaux où la recherche de ces caractères n'offrait qu'un intérêt accessoire.

Sur un très grand nombre d'épidermes adultes de Papilionacées, on est frappé de l'inconstance numérique des cellules avoisinant le stomate. Si donc on admettait sans restriction la loi posée par M. Vesque[3], à savoir : que l'aspect du stomate adulte est

1. Lemaire, *De la Détermination histologique des feuilles médicinales.* Nancy, 1882.

2. Maury, *Anatomie comparée de quelques espèces caractéristiques du Sahara algérien.* (*Association française pour l'avancement des sciences.* Congrès de Toulouse, 1887.)

3. Vesque, *De l'Emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux.* (Actes du Congrès de botanique tenu à Paris au mois d'août 1889.)

plus important que son mode de développement, on serait tenté de s'en tenir à ce premier résultat négatif.

Parmi les stomates entourés de 4, 5, 6 cellules, on en discerne quelques-uns qui répondent au type fixé dans la famille des Crucifères, c'est-à-dire qui sont munis de 3 cellules annexes. Sur les échantillons jeunes, ce type est d'autant plus prédominant, que l'on s'adresse à des stades moins avancés du développement. La disposition indifférente apparaît dès lors comme une altération secondaire du type crucifère ; elle représente un stade plus avancé de l'évolution ontogénique. A la période intermédiaire, avant que l'agrandissement des cellules ait troublé l'orientation des cloisons et que l'épaississement ait rendu les membranes récentes semblables aux plus anciennes, on saisit la différence entre les contours des cellules annexes primitives et les cloisons plagiaires produites après coup. Avec un peu d'exercice, on finit même par reconnaître, sur l'épiderme adulte, les divisions surnuméraires.

L'altération du type crucifère est provoquée par des conditions locales d'accroissement et ces conditions ne sont pas toujours les mêmes pour les deux épidermes d'un même limbe. Sur la face ventrale d'une foliole de *Colutea arborescens*, les appareils stomatiques du type crucifère sont en majorité pendant la jeunesse et restent nombreux après le complet développement. Dans beaucoup d'autres, on distingue nettement une cloison surnuméraire qui a subdivisé l'une des trois cellules annexes. Sur la face dorsale, où les cellules épidermiques sont plus sinueuses, le type crucifère finit par être à peu près complètement masqué : ce qui explique la description de M. Lemaire.

Chez d'autres espèces, le type crucifère se maintient au point que les formes différentes peuvent être reléguées au nombre des anomalies. Beaucoup de Génistées sont dans ce cas. Telles sont les *Heylandia latebrosa, Lotononis anthylloides, L. decumbens, L. Maroccana, Leobordea lupinifolia, Genista tinctoria, G. sagittalis*. Sur les ailes de la tige, on trouve aussi quelques stomates entourés de 4 cellules ; dans d'autres systèmes, des cloisons surnuméraires, bien distinctes des divisions primitives, ne troublent pas le type crucifère. Les stomates du *Pseudosophora alopecuroides* sont aussi, habituellement, entourés de 3 cellules. Cette dis-

position est bien nette dans la plupart des stomates du *Pleiospora cajanifolia.*

Le type crucifère pur est rare chez les *Anthyllis,* sauf dans la section *Cornicina,* dont il caractérise les trois espèces : *A. Cornicina, hamosa, lotoides.* Il se retrouve chez les *Hymenocarpus, Helminthocarpum,* divers *Lotus;* il atteint sa plus grande constance dans la variété *crassifolius* du *Lotus corniculatus.* Il est mélangé de formes aberrantes plus nombreuses chez les *Lotus sessilifolius, L. peliorhynchus, Dorycnopsis onobrychoides, D. Gerardi, Hosackia glabra.*

Les stomates entourés de 3 cellules prédominent encore chez les Coronillées : *Scorpiurus, Bonaveria, Ornithopus, Hammatolobium, Coronilla* (fig. 120, 123), *Hippocrepis, Podostemma hosackioides;* chez plusieurs vraies Hédysarées : *Hedysarum, Desmodium,* et surtout *Æschynomene, Sœmmeringia, Zornia* (fig. 193), *Myriadenus.*

Ils abondent chez les Trifoliées : *Medicago sativa, M. radiata, M. ciliaris, Trifolium elegans, Tr. chrysanthum, Tr. agrarium, Tr. subterraneum, Tr. Alpinum.* Chez le *Parochetus communis* le type crucifère est généralement pur sur les stipules, altéré sur le limbe.

Ils caractérisent diverses Galégées, telles que : *Requienia obcordata, Glycyrrhiza fœtida, Astragalus vulpinus, A. falcatus, Petalostemon violaceum, P. candidum* (fig. 119), *Biserrula Pelecinus, Caragana arborescens.* L'abondant cloisonnement de l'épiderme obscurcit plus ou moins le type crucifère chez l'*Amorpha glabra.*

Si l'inclinaison moyenne des cloisons est supérieure à 60°, le stomate apparaît entre 4 cellules (fig. 128). Le type 4 prédomine chez les *Anthyllis* de la section *Aspalathoides : A. cytisoides, genistæ, Hermanniæ,* chez l'*A. Chilensis* où il y a peu de cellules à 3 annexes. Chez le *Cytisopsis dorycniifolia,* la majorité est entourée d'un nombre indéterminé de cellules ; mais le type 4 l'emporte de beaucoup sur le type 3. Il en est à peu près de même chez les *Amicia Zygomeris,* divers *Adesmia,* etc.

Un mélange de stomates à 3 et de stomates à 4 annexes s'observe chez le *Colutea* lui-même et se retrouve, avec de rares

appareils moins définis, chez les *Genista Saharæ, Lupinus polyphyllus, Aspalathus armata, Anthyllis Tejedensis, A. montana, A. Barba-Jovis, Physanthyllis tetraphylla, Bonjeanea recta, B. hirsuta, Dorycnium suffruticosum, Lotus parviflorus, L. tetraphyllus, L. edulis, L. ornithopodioides, L. hispidus, L. cytisoides? L. uliginosus, L. corniculatus, L. tenuis, Tetragonolobus siliquosus, T. purpureus, Hosackia argophylla, H. crassifolia, Trifolium pratense, Astragalus mollis, A. Caucasicus, Colutea arborescens, Galega officinalis, Dalea alopecuroides, Ebenus Cretica, E. Sibthorpii, E. pinnata.*

Chez le *Lupinus varius*, le nombre 4 est assez fréquent ; mais quelques stomates ont 3 annexes et beaucoup en ont un nombre assez élevé : en sorte que l'on passe aux appareils indéterminés, assez habituels chez les *Anthyllis : A. Vulneraria, polycephala, Henoniana, podocephala,* chez les *Wistaria Sinensis, Erythrina Crista-Galli,* etc.

On ne saurait nier l'existence de cellules annexes chez les Papilionacées. Mais il est clair aussi que, lors de l'évolution de ce groupe, l'appareil stomatique muni de 3 cellules annexes n'avait pas la fixité qu'il a acquise, dans la famille des Crucifères par exemple. On voit par là combien il est téméraire de vouloir, d'après quelques faits bien constatés, décerner à une propriété morphologique, interne ou externe, une dignité absolue, spécifique ou familiale, et de lui attribuer la même valeur dans les divers phylums du règne végétal.

Encore jusqu'ici n'avons-nous mentionné que des formes réductibles, à la rigueur, à un type initial commun, bien que l'appareil à 4 annexes soit suffisamment tranché à l'égard du type crucifère. Chez d'autres Papilionacées, on retrouve dans toute sa pureté, comme chez les Rubiacées, l'appareil stomatique muni de deux cellules annexes, avec l'ostiole parallèle à la cloison séparatrice. M. Vesque considère à juste titre cette disposition comme un type des mieux caractérisés.

Les exemples de ce type rubiacé des Papilionacées sont bien faits pour déconcerter les partisans de la dignité constante des caractères. Nous les trouvons dans les genres *Ononis, Lathyrus* (fig. 124), *Indigofera, Psoralea* (fig. 121), *Hallia, Alagi, Ara-*

chis, Stylosanthes, Smithia (fig. 122), *Clitoria, Soja, Apios, Phaseolus;* tandis que des *Medicago, Glycyrrhiza, Petalostemon, Æschynomene, Sœmmeringia* ont le type crucifère pur. Çà et là les stomates crucifères sont mélangés aux stomates rubiacés, notamment chez les *Ononis, Lathyrus, Phaseolus*. Chez le *Psoralea plicata,* contrairement à l'opinion de M. Maury, les stomates sont du type rubiacé et du type crucifère (fig. 121); le type rubiacé est prédominant sur le limbe et devient rare sur les stipules, quoiqu'il y soit représenté à l'état le plus pur dans quelques appareils. La fixation du type rubiacé atteint sa plus grande perfection chez les Hédysarées, surtout dans le genre *Smithia* (fig. 122).

L'affinité de certains genres pourvus d'un type pur avec d'autres genres, pourvus d'un type différent, également pur, est incontestable. Les *Stylosanthes* et les *Smithia* sont évidemment moins proches des *Indigofera,* qu'ils ne le sont respectivement des *Zornia* et des *Æschynomene;* les *Vicia* tiennent de plus près aux *Lathyrus* qu'aux *Anthyllis*. On ne saisit pas ici, comme chez les Plantains et les Plombaginées, une relation directe entre les différences de forme des feuilles et le changement dans le type des cloisonnements épidermiques.

Bien plus, les cotylédons du *Soja hispida* présentent, à l'égard des feuilles, la différence sur laquelle on veut, par principe, baser la distinction des familles. Tandis que le type rubiacé présente peu d'exceptions sur le limbe des feuilles ordinaires, l'épiderme ventral du cotylédon a la plupart des stomates entourés de 3 cellules. Le type crucifère est encore commun sur l'épiderme dorsal; mais plus souvent le nombre des cellules avoisinant le stomate est supérieur à 3 et il n'y a plus de cellules annexes, la cellule-mère du stomate correspondant à l'initiale épidermique. On trouve bien, sur chaque face du cotylédon, quelques stomates munis de deux annexes; mais ils sont très clair-semés et ne modifient pas plus l'aspect général que les appareils anormaux surgissant çà et là sur une feuille de Crucifère.

III. — Origine des variations de l'appareil stomatique.

Ainsi donc, l'appareil stomatique de la feuille est variable dans la famille des Papilionacées, variable dans des espèces voisines, variable d'une feuille à l'autre d'un même pied, variable sur une seule feuille. Cette inconstance est un fait, basé sur la coexistence, dans la feuille, dans l'individu, dans les espèces voisines, de types tranchés, représentés respectivement par un assez grand nombre d'appareils pour permettre d'écarter l'idée d'un accident ou d'une anomalie.

Et pourtant les caractères de l'appareil stomatique ont été pris pour type des caractères phylétiques. Leur fixité une fois érigée en axiome, a même été donnée comme une nécessité, l'indifférence physiologique de la direction des cloisons ne donnant aucune prise aux actions de milieu qui transforment les caractères épharmoniques. Comme je l'ai observé plus haut, un caractère a beau être fixe dans une famille ou une série quelconque, il a bien fallu qu'il naisse un jour et, ce jour-là, il y avait un motif de transformation qui a pu faire défaut à d'autres périodes de l'évolution. Il était donc à prévoir qu'au cours de l'évolution des Papilionacées, la transformation de l'appareil stomatique s'est trouvée suffisamment avantageuse aux conditions biologiques actuelles pour mettre en jeu la sélection qui a intégré dans certains genres des types simplement ébauchés dans d'autres.

La disposition de l'appareil stomatique relève de la direction des cloisons des cellules voisines du stomate. M. Haberlandt a déjà soulevé une question qui se rattache étroitement à cette relation. D'après ce savant anatomiste, les stomates, formant une solution de continuité dans l'épiderme, pourraient devenir le point de départ de déchirures sous l'influence des forces externes qui, comme le vent, tendent à plier les feuilles. L'engrenage des cellules à contours sinueux ou dentés, en se manifestant surtout à la face inférieure du limbe, qui est en même temps le siège de prédilection des stomates, aurait une action compensatrice, puisqu'il augmente la résistance de l'épiderme.

La morphologie comparée semble tout d'abord favorable à

cette interprétation. Dans les espèces où les cellules à contours rectilignes ou faiblement courbés coexistent avec de nombreux stomates, le limbe présente une résistance suffisante à la courbure, soit par suite d'un certain degré de carnosité, comme chez les *Lotus edulis, L. tetraphyllus, L. cytisoides, Coronilla coronata,* contrairement au *Coronilla varia,* soit par suite de la rigidité du limbe, comme chez les *Heylandia latebrosa, Genista Saharæ, Halimodendron, Caragana,* soit par suite de l'étroitesse du membre, qui donne peu de prise au vent. Ainsi le limbe du *Lotus tenuis* a des cellules polygonales, le *L. corniculatus* n'a de sinuosités, peu profondes d'ailleurs, que sur la face ventrale, le *L. uliginosus* en a de plus accusées sur les deux épidermes du limbe. Les stipules linéaires de l'*Æschynomene viscosa* ont des cellules épidermiques à parois planes; le limbe plus large a des contours sinueux. C'est l'inverse chez le *Zornia reticulata,* qui a des stipules très amples. Très souvent la base des membres, surtout des stipules, possède moins de sinuosités que les portions libres exposées à être pliées par le vent.

Et pourtant je ne vois dans ce parallélisme qu'une simple coïncidence. Le danger auquel le plissement des cellules est sensé remédier me semble imaginaire: la boutonnière stomatique est trop bien arrêtée par la soudure cutineuse qui en limite les deux bouts pour s'étendre même jusqu'à l'extrémité de la cloison qui fait suite à l'ostiole.

L'engrenage des cellules affermit assurément la continuité de l'épiderme et il est très répandu partout où la cuticule reste mince et la paroi externe peu développée. Or l'exagération du rôle protecteur s'accompagnant d'une réduction du rôle absorbant, les stomates diminuent ou disparaissent des surfaces limitées par une membrane très épaisse. C'est pour cela que l'épiderme ventral se caractérise à la fois, chez beaucoup d'espèces, par les cellules régulières et par l'absence de stomates. Chez l'*Indigofera Dosua* par exemple, les épidermes ventral et marginal, seuls pourvus de stomates, ont seuls aussi des cellules sinueuses. Les contours rectilignes des cellules épidermiques sont donc indirectement l'indice d'une disposition modératrice de la transpiration.

L'orientation des cloisons aboutissant au stomate a certainement une action directe sur le fonctionnement du stomate lui-même. M. Vesque, ayant admis qu'elle ne devait pas modifier le jeu de l'appareil, s'est borné à compter les cellules qui entourent le stomate et à signaler leur direction générale par rapport à la fente. M. Schwendener[1] avait pourtant indiqué l'importance des cellules annexes dans l'occlusion de l'ostiole chez les espèces dont les stomates ont les membranes épaisses et la lumière réduite, chez celles-là même qui, ayant à lutter par tous les moyens contre l'excès de transpiration, doivent avoir un mécanisme stomatique irréprochable. Mais ce qu'on n'a pas remarqué : c'est un lien étroit entre la direction des cloisons des cellules contiguës au stomate et la participation de ces cellules au phénomène de l'écartement ou du rapprochement des lèvres stomatiques.

Tantôt les cloisons des cellules annexes ou, pour abréger, les *cloisons annexes* aboutissent à la suture mitoyenne du stomate : elles sont *accombantes* aux cellules stomatiques ; tantôt elles aboutissent à la membrane extérieure des cellules de bordure : elles sont *incombantes* aux cellules stomatiques. Les stomates du type rubiacé ont constamment les cloisons annexes accombantes. Il en est de même dans un certain nombre de stomates entourés de 3 cellules, attendu que l'ostiole y est perpendiculaire à la première cloison apparue dans l'initiale et que cette première cloison est simplement tangente au stomate. Le type *crucifère accombant* est de la plus grande pureté chez le *Lotononis anthylloides*, dans la plupart des stomates des *Anthyllis Cornicina, hamosa, lotoides*, du *Lotus Garcini*, des *Hymenocarpus*, du *Zornia thymifolia*, des *Coronilla minima* et *coronata* (fig. 123) ; très fréquent encore chez les *Coronilla scorpioides, C. varia, Genista sagittalis, Pseudosophora alopecuroides*, les *Petalostemon*, dans un petit nombre d'appareils chez l'*Hosackia glabra*. Cette disposition est très voisine de la forme rubiacée, puisque la cloison qui isole le stomate s'appuie par les deux bouts sur la précédente. Parfois un aspect semblable se montre avec le type rubiacé : c'est dans le

1. Schwendener, *Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen.* (*Monatsberichte der Berliner Akademie der Wiss.*, 1881.)

cas où le stomate a été découpé à l'une des extrémités de la première cloison. Il n'y a pourtant que deux annexes issues de la véritable initiale épidermique et non trois comme dans le cas précédent. La troisième cellule qui touche le stomate était primitivement semblable à l'initiale. Bien qu'elle ne se soit pas divisée, elle est donc équivalente à tout l'appareil stomatique.

Assez souvent les cellules annexes se distinguent de la cellule supplémentaire à ce que leurs noyaux restent appliqués contre les cellules de bordure. Ainsi dans un épiderme de limbe du *Lathyrus cirrhosus* (fig. 124) : des trois cellules qui entourent le stomate, l'une, aussi grande que les autres cellules épidermiques et indépendante de l'appareil stomatique, a son noyau écarté, tandis que les deux autres ont leur noyau respectivement accolé à une cellule de bordure. Il n'y a pas de différence essentielle entre une telle disposition et celle de quelques autres éléments où le stomate ne confine plus à la grande cellule et où le type rubiacé est évident.

Le type crucifère accombant se substitue au type rubiacé dans les cellules qui ont pris un allongement exagéré et dont le cloisonnement a été troublé, par exemple au voisinage des poils de l'*Alagi camelorum*. Ce cas ne doit pas être confondu avec la disposition pseudo-crucifère.

Quand le stomate est entouré de 3 cellules, il arrive que les cloisons annexes abordent le stomate assez près des sutures. C'est ce qui a lieu quand l'une d'elles est accombante et que les deux autres s'insèrent de chaque côté de la suture opposée, en dehors du niveau de l'ostiole. Dans ce cas, deux des annexes escortent chaque cellule de bordure dans une grande étendue et la troisième ne fait qu'effleurer ces dernières. Cette disposition subaccombante se retrouve dans beaucoup de stomates à 4 annexes, l'ostiole étant perpendiculaire aux deux membranes et celles-ci ne se confondant avec le pourtour du stomate que sur une faible étendue.

Dans quelques stomates entourés de 4 cellules, dans la plupart de ceux qui ont 3 annexes et dans tous ceux qui ont un nombre de cellules limitantes supérieur à 4, les cloisons annexes sont, au moins en partie, incombantes.

Quand une cloison annexe est incombante, la cellule stomatique correspondante ne peut se déplacer. Tout le mécanisme de l'occlusion est donc sous la dépendance de sa déformation. La cloison n'est pas toutefois un mur absolument rigide, contre lequel vient butter la cellule stomatique; elle présente des amincissements en boutonnière parallèles à son intersection avec le stomate (fig. 129). Si une diminution de turgescence de l'épiderme provoque un affaissement des cellules, ces boutonnières se raccourcissent légèrement au profit de leur largeur. Mais la mesure dans laquelle ce phénomène assurerait la participation des cellules annexes à l'occlusion est en tous cas négligeable.

Ainsi les cellules annexes sont d'autant plus étrangères aux fonctions du stomate, qu'elles ont des cloisons plus parfaitement incombantes. En compensation, le stomate pourvu d'annexes frappées d'inertie pour ce motif possède la structure classique lui permettant de s'aplatir ou de se distendre par un mouvement de charnière.

Quand les cloisons sont accombantes (fig. 132), les cellules annexes ont les parois amincies dans la portion circonscrivant la chambre aérifère et suivant leur ligne de jonction avec la cellule de bordure. Dès que la turgescence augmente (fig. 132, pointillé), la face ventrale [1] de telles cellules annexes se bombe vers la chambre aérifère et, tournant par un mouvement de charnière sur l'amincissement externe, elle soulève la cellule stomatique contiguë. La charnière elle-même est un peu rejetée dans la direction externe et dorsale par le gonflement de la cellule annexe qui s'effectue tout entier dans la portion ventrale, la cloison radiale opposée étant perpendiculaire à la surface et inextensible. On peut provoquer ce mouvement artificiellement en traitant l'épiderme par la potasse étendue. L'expérience est particulièrement nette quand on s'adresse à des stomates dont une cellule est maintenue par une cloison incombante à son milieu, tandis que l'autre s'appuie sur une cellule annexe dans toute son étendue. Alors la première cellule ne bouge pas, tandis que l'autre, en-

1. Le terme « face ventrale » a ici le sens que lui a attribué M. Haberlandt : c'est la face qui regarde l'ostiole.

traînée dans un mouvement de bascule, ouvre l'ostiole de son côté seulement (fig. 125-127).

La conséquence de ce mécanisme est évidente. Non seulement les cellules annexes à cloisons accombantes sont synergiques des cellules stomatiques; mais elles suffisent à elles seules pour ouvrir ou fermer l'ostiole. Aussi ai-je constaté cette disposition dans les cas où les parois des cellules de bordure sont épaissies fortement et symétriquement de part et d'autre du plan médian parallèle à la surface. Le renflement sous-stomatique, en refoulant les cellules de bordure en dehors, élargit l'antichambre, écarte les lèvres de l'ostiole et rapproche légèrement les arêtes internes, de façon à transformer l'arrière-chambre en un canal à parois parallèles. La chambre aérifère est du même coup rétrécie. De cette façon l'orifice stomatique devient une sorte de tube aspirateur, étroit et allongé.

L'expérience dépasse aisément l'effet naturel et, dans les cas de superturgescence, les saillies des cellules annexes finissent par se rencontrer et la chambre à gaz est totalement oblitérée. Il est à peine utile de faire remarquer qu'un pareil effet est irréalisable dans les feuilles vivantes : la turgescence y étant limitée par le jeu même du stomate et par la transpiration qui en résulte.

Les cellules annexes sont encore actives, quand les cloisons sont incombantes, non pas au milieu des cellules stomatiques, mais près de leurs extrémités et permettent le refoulement de la région moyenne des cellules de bordure, correspondant à l'ostiole. Le fonctionnement des cellules annexes, nul ou réduit dans les appareils formés de cellules nombreuses et dans la plupart de ceux qui ont trois annexes, est donc possible dans beaucoup de stomates entourés de quatre cellules et dans le type crucifère accombant ou subaccombant; mais il atteint sa perfection, quand il n'y a que deux cellules de bordure parallèles à l'ostiole, c'est-à-dire dans le type rubiacé. Je n'ai pas à m'occuper ici du type caryophyllé-labié de M. Vesque, les Papilionacées ne m'en ayant pas offert d'exemple.

Si nous considérons que l'impuissance ou l'insuffisance des cellules stomatiques résulte du grand épaississement des parois et

que cet épaississement lui-même, représentant un moyen de lutte contre l'évaporation excessive, caractérise les espèces qui ont le plus grand besoin d'avoir un jeu stomatique irréprochable, nous serons amenés à conclure que la forme de l'appareil stomatique, bien loin d'être toujours indifférente, a dû, à certaines périodes de l'évolution, constituer *un des facteurs les plus essentiels de l'adaptation au milieu physique,* un de ceux, par conséquent, sur lesquels la sélection naturelle a eu le plus de prise.

Les espèces de Papilionacées qui ont le type rubiacé le plus pur ont en même temps les cellules épidermiques régulières, ce qui concorde avec ce que nous avons vu plus haut sur la signification des cellules à contours sinueux ou anguleux. Cette disposition est d'une netteté exceptionnelle chez le *Smithia sensitiva,* où l'appareil stomatique garde la dimension des cellules épidermiques non cloisonnées et conserve l'orientation primitive des membranes. Il se retrouve chez les *Alagi, Arachis, Stylosanthes, Hallia,* la plupart des *Psoralea,* tels que les *Ps. lathyrifolia, fascicularis, plicata* et même chez les espèces à folioles amples et dentées comme les *Ps. corylifolia* et *Jaubertiana.*

Il est encore plus remarquable de constater que l'épiderme a des cellules sinueuses sur les cotylédons du *Soja hispida,* avec des stomates crucifères, presque régulières sur le limbe de la même plante, avec des stomates rubiacés; que les sinuosités sont bien plus accusées sur le limbe que sur les stipules de l'*Ononis spinosa.* Sur les stipules du *Lathyrus Aphaca* les cloisons radiales sont sinueuses, ce qui n'altère guère la forme générale, rectangulaire-allongée, des cellules. Le limbe du *Lathyrus cirrhosus* a des cellules à bords droits. L'irrégularité des membranes respecte la cloison sur laquelle s'applique le stomate chez les *Phaseolus, Clitoria, Psoralea bituminosa.*

Ces exemples prouvent que la rectitude des membranes s'efface avec la constance de la disposition rubiacée. Je vois encore là une coïncidence ou plutôt deux effets indépendants d'une même cause. La plupart des espèces mentionnées ont, en effet, des allures xérophiles, nettement indiquées par l'épaisseur de la cuticule comme par le grand développement des appareils sécréteurs, glanduleux ou cristallin. D'ailleurs les caractères rattachés

à la xérophilie se produisent aussi dans d'autres conditions, car ils relèvent d'une cause plus générale qui est la lutte contre la transpiration. Or cette lutte se manifeste dans des stations qui n'ont rien d'aride, puisque M. Schimper[1] vient de citer les Palétuviers comme étant des mieux armés pour la soutenir. Je ne connais pas de Papilionacée aquatique; mais je rappellerai que, chez l'*Hydrocotyle Bonariensis,* Ombellifère palustre qui se distingue de ses congénères par les stomates rubiacés, les cellules épidermiques sont régulières et la cuticule très épaisse.

Je ne veux pas dire que le type rubiacé de l'appareil stomatique concorde fatalement avec une organisation modératrice des échanges gazeux. Je constate simplement un parallélisme dans la famille qui nous occupe. Mais si la sélection a dû avantager, à une certaine période, les espèces munies de cet appareil, il n'y avait pas de raison connue pour qu'une sélection inverse effaçât le caractère une fois acquis. Si les cellules stomatiques se suffisent à elles-mêmes, il est sans doute indifférent que les cloisons annexes leur soient incombantes ou accombantes.

Le type crucifère accombant accompagne aussi le plus souvent des cellules épidermiques régulières à cuticule puissante; il répond aux mêmes conditions biologiques que le précédent et paraît être un terme de passage entre le type crucifère incombant et le type rubiacé, puisqu'il se rattache au premier par l'orientation des premières cloisons de l'appareil, au second par l'orientation des dernières.

Il est donc bien constaté que, dans la famille des Papilionacées, l'aspect de l'appareil stomatique est variable et que cette variabilité relève, indirectement sans doute, d'adaptations au milieu cosmique. Ces remarques n'infirment en rien la valeur exceptionnelle acquise par ce caractère dans quelques cas particuliers. Sa constance dans telle et telle famille est un fait comme sa variabilité dans d'autres : nouvelle preuve, s'il en était besoin, qu'un caractère n'a pas partout la même valeur et qu'aucune propriété ne peut, d'une façon abstraite, être considérée comme familiale,

1. A. F. W. Schimper, *Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Java's.* (*Sitzungsber. der Kön. Preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin,* 1890, Heft 7.)

moins encore comme inhérente à la nature du groupe et indépendante de toute adaptation.

IV. — Données phylogéniques fournies par l'appareil stomatique.

Il me reste à discuter la valeur taxinomique de l'appareil stomatique parmi les Papilionacées.

Les Génistées offrent le type crucifère ou une disposition indifférente qui, dans un grand nombre de cas, n'en est qu'une modification. Mais les types particulièrement xérophiles de cette tribu ont la variété accombante de l'appareil à trois annexes, ou passent à l'appareil subaccombant à quatre annexes. Le type rubiacé a-t-il apparu chez les Génistées? Je n'ai obtenu, à cet égard, que des résultats négatifs : il manque notamment aux *Lotononis*.

Les *Ononis* offrent un grand intérêt. Par les stomates, ils se montrent encore comme un type collectif, précurseur des Trifoliées et rattaché à la souche des Génistées à un niveau encore indéterminé. Nous avons déjà été amenés à les considérer comme correspondant à une période d'active évolution, où les caractères paraissent moins bien équilibrés que de coutume. Les *Ononis* tiennent-ils leur appareil stomatique d'un ancêtre antérieur à la famille, antérieur aux Génistées? S'il en était ainsi, il serait surprenant que le même appareil ne se fût pas transmis aux types xérophiles si abondants parmi les Génistées. Il est plus probable qu'il fait son apparition. Cette opinion est d'autant plus vraisemblable, que les stomates rubiacés sont mélangés de beaucoup de stomates crucifères chez les *Ononis spinosa, O. altissima,* et qu'ils n'acquièrent de la constance que dans des types dérivés comme l'*Ononis alopecuroides,* qui est aberrant par ses feuilles toutes unifoliolées. Encore, l'appareil rubiacé n'est-il à peu près sans mélange que sur les stipules, dans lesquelles la transpiration est combattue plus que sur le limbe.

Les *Indigofera* sont des Galégées exceptionnelles; les *Psoralea* en méritent à peine le nom. Il serait absurde de réunir dans une tribu les *Ononis,* les *Indigofera,* les *Psoralea.* Mais leur qualité commune de types aberrants et de types collectifs nous fait

voir en eux les derniers survivants de cette longue série de Papilionacées, dans laquelle évoluaient les caractères qui se sont intégrés dans les tribus de la nature actuelle. Les rapports des *Psoralea* avec les Phaséolées sont bien connus et reposent à la fois sur la forme des feuilles primordiales et des poils glanduleux et sur les caractères de l'appareil accumulateur tanifère et oxalifère. D'après Bentham et Hooker, la sous-tribu des Cajanées, par l'absence de stipelles, par l'existence de nodules glanduleux, établirait le contact entre les *Psoralea* et les Phaséolées, absolument comme les *Hallia,* d'après mes propres recherches, unissent les *Psoralea* aux Hédysarées.

Le type crucifère accombant, intermédiaire, au point de vue physiologique et au point de vue morphologique, entre le type rubiacé et les appareils à cloisons annexes incombantes, a peut-être une signification généalogique analogue. C'est à cette disposition transitoire que s'est arrêtée l'adaptation à la xérophilie dans la tribu primitive des Génistées. Le type crucifère accombant caractérise les *Petalostemon,* voisins des *Psoralea,* les *Coronilla,* précurseurs des Hédysarées, les *Zornia,* proches parents des Stylosanthées, etc.

Le type rubiacé de l'appareil stomatique, tout en nous offrant un caractère également infidèle pour délimiter les tribus et pour définir la famille, n'est donc pas incapable de nous fournir d'utiles indications généalogiques. Il paraît en effet se limiter à un phylum de la famille qui, partant de la souche la plus reculée, s'est élevé au faîte avec les Hédysarées, laissant sur son chemin quelques jalons au contact des Trifoliées, des Viciées et des Galégées. Mais, même dans ce phylum, ce caractère n'a jamais conquis une fixité parfaite ni durable, puisqu'on en est à compter les espèces où il est pur et que, dans un même genre, il offre les plus grandes variations.

Je ne puis pas prévoir chez quelles autres Papilionacées on rencontrera le type rubiacé; mais je connais suffisamment les Lotées et les Coronillées pour considérer son absence comme un caractère de ces groupes. Les genres directement liés au phylum des *Anthyllis* ont donc un appareil stomatique muni de trois cellules ou d'un plus grand nombre.

CHAPITRE VI

L'APPAREIL CRIBRO-VASCULAIRE

I. — Données préliminaires.

Un des points essentiels de l'anatomie de la feuille, c'est la course des faisceaux. La valeur taxinomique de ce caractère est mal déterminée, car elle relève de divers facteurs peu étudiés. On est en droit d'en attendre d'importantes données sur la filiation des plantes, quand on en saisira toute la signification.

La nervation du limbe est à la portée de tous les botanistes descripteurs et elle a reçu de fréquentes applications, surtout en paléontologie. Elle a pourtant été à peu près complètement négligée dans la classification des Papilionacées. A peine trouvons-nous quelques mentions, telles que « *nervi numerosi* » dans la caractéristique des sections *Vesicastrum* et *Lupinaster* du genre *Trifolium,* donnée par Seringe dans le Prodrome. Ce discrédit s'explique d'ailleurs aisément : les principales modifications dans la distribution et la direction des faisceaux correspondent à d'autres caractères plus saillants et plus faciles à définir, tels que la forme du limbe, la présence ou l'absence de dents. Une description détaillée n'a pas paru suffisamment profitable pour arrêter plus longuement les phytographes.

M. Prantl[1], en introduisant dans l'appréciation de la nervation la notion du développement, trouve le même type dans des familles éloignées, des types discordants chez les espèces les plus voisines. Il pense néanmoins qu'on arrivera peut-être, en combinant la méthode organogénique à l'observation simple, à déceler des

1. Prantl, *loc. cit.,* 1883.

affinités dans des formes à première vue irréductibles. Cette manière de voir ne pourra être appréciée qu'à la suite de recherches spéciales, que je ne juge pas nécessaires à mon sujet. Je réserve donc mon opinion sur ce point, m'en rapportant provisoirement à la décision des botanistes descripteurs, qui ont jugé défavorablement ce caractère dans le groupe qui m'occupe.

Quelques auteurs attachent plus d'importance à la disposition des faisceaux dans le pétiole ; mais leurs travaux ne sont pas faits pour donner grand crédit à cette opinion. Après avoir trouvé un même type dans une demi-douzaine de représentants d'une tribu, on l'a, sans plus ample informé, considéré comme caractéristique de cette tribu. Ainsi, d'après M. Petit[1], beaucoup de Trifoliées se distinguent par le trajet particulier de leurs faisceaux. Cette assertion est basée sur le fait que, chez des *Trifolium, Ononis, Melilotus, Medicago,* le pétiole renferme trois faisceaux, et qu'il se produit entre ces faisceaux deux anastomoses qui leur sont à peu près perpendiculaires. Si M. Petit avait lu le mémoire de M. Plitt[2], il aurait su que bon nombre de *Trifolium* ont cinq faisceaux dans le rachis ; il aurait facilement observé cette structure chez les espèces les plus vulgaires, telles que les *Tr. pratense, repens, elegans, alpestre,* etc. D'autre part l'anastomose indiquée chez les Trifoliées n'est pas transversale ; elle est constituée par des ramifications du faisceau latéral rejoignant le médian après un trajet oblique, ou par des ramifications du médian vers le latéral, ou par les deux à la fois, ou enfin, par des branches du latéral et du médian se rejoignant à moitié chemin, pour se continuer de chaque côté par une nervure intermédiaire. Cette dernière disposition, facile à constater chez les *Trifolium* à cinq faisceaux, est considérée à tort par l'auteur comme caractéristique des Légumineuses arborescentes ou frutescentes.

Enfin le caractère distinctif des Trifoliées, que M. Petit veut trouver dans l'anastomose des faisceaux au sommet de la gaîne, bien loin d'être limité à cette tribu, se retrouve chez le *Lotus corniculatus* (fig. 259), un des exemples que M. Petit oppose aux

1. L. Petit, *loc. cit.,* 1887.
2. C. Plitt, *loc. cit.,* 1886.

Trifoliées, chez les autres *Lotus* (fig. 225), chez les *Tetragonolobus* (fig. 252), *Anthyllis* (fig. 240-248), *Dorycnopsis* (fig. 222), *Bonaveria, Coronilla* (fig. 236), *Hippocrepis, Scorpiurus* (fig. 237), *Genista, Cytisus, Vicia, Lathyrus* (fig. 232), *Astragalus, Sutherlandia* (fig. 250), *Hallia,* etc.

M. Plitt est exact dans ses descriptions; mais, en bornant sa méthode d'investigation à l'examen des coupes transversales, bien choisies d'ailleurs, il ne pouvait se rendre compte de la signification des détails qu'il expose. Il constate que le nombre des faisceaux varie d'une espèce à l'autre, que trois faisceaux sont plus volumineux que les deux derniers, quand il y en a cinq. Mais, ignorant la course réelle et les rapports réciproques des faisceaux, il n'arrive qu'à des résultats négatifs. Il se trouve notamment dans l'impossibilité de faire cadrer les types de structure pétiolaire avec les types de structure caulinaire découverts par M. Meyer[1] chez les Renonculacées, par M. Jännicke[2] chez les Papilionacées. Ces derniers auteurs, à leur tour, n'avaient pas pu tomber d'accord avec Bentham et Hooker. Le contraire nous aurait surpris : car tous les efforts de ces auteurs n'ont guère abouti qu'à saisir au microscope des différences entre les tiges herbacées ou ligneuses, ailées ou non ailées. Les morphologistes n'avaient pas attendu les lumières de « l'anatomie » pour taxer ces caractères à leur juste valeur.

Il faut connaître la course des faisceaux et non pas seulement leur nombre à un niveau déterminé. Quand le nombre varie, il faut chercher l'origine de cette variation. C'est la première condition pour apprendre la signification des nombres fixes et en apprécier l'importance taxinomique. Nous trouvons à cet égard d'excellentes indications dans les travaux des maîtres, tels que Nägeli et M. Trécul, qui, au lieu de multiplier les détails, sans savoir ce qu'ils cherchent, suivent une idée et, chemin faisant, éclairent souvent d'un mot les problèmes accessoires, plus que ne font certains monographes, dans leurs volumineux Mémoires. M. Plitt avait constaté, dans le pétiole des Astragales, un nombre

1. MEYER, *Dans les Botanische Hefte de* WIGAND.

2. JÆNNICKE, *Beiträge zur vergl. Anatomie der Papilionaceen.* (Inaug.-Diss. Marburg, 1884.)

de faisceaux supérieur à trois, mais indéterminé. Une des raisons de cette inconstance est indiquée par M. Trécul[1]. Chaque nervure descendant d'une foliole peut se raccorder avec plusieurs faisceaux du rachis et, au lieu de s'y insérer au nœud même, elle se prolonge plus ou moins obliquement, parfois même en direction longitudinale dans le rachis. Souvent transversale au début, elle oblique peu à peu, par suite de l'allongement plus rapide sur les marges qu'au milieu. En outre, des faisceaux grêles, longitudinaux, apparaissent tardivement pour relier ces faisceaux foliolaires entre eux. C'est cette *trace foliolaire* qui vient troubler la structure du support et augmenter d'une façon inégale le nombre des faisceaux visibles sur une coupe transversale. Ce sont là des modifications secondaires.

II. — Faisceaux de la région vagino-stipulaire.

A. *Faisceaux primordiaux.* — On sait que, chez les espèces à tiges ailées, les premiers entre-nœuds sont dépourvus des complications surajoutées, qui dépendent des décurrences foliaires. Les complications cénogéniques font également défaut au début de l'ontogénie de chaque feuille. Par conséquent le nombre des faisceaux est plus fixe dans la gaîne, vestige peu altéré du protophyllome, que dans le pétiole proprement dit. Et en effet, le nombre des faisceaux que la feuille raccorde avec la tige est presque constamment de trois chez les Papilionacées, et cela dès la première feuille. J'appellerai ces trois faisceaux de la feuille, *faisceaux primordiaux.*

M. Trécul distingue les faisceaux primordiaux de la feuille sous les noms de faisceau *médian* et faisceaux *substipulaires*. Il montre que les faisceaux apparaissent isolément et contractent secondairement des relations entre eux. Ceci est d'accord avec la théorie suivant laquelle chaque stipule serait un phyllome. Le faisceau médian est généralement le plus précoce. Pourtant, dans un exemplaire de *Galega officinalis,* M. Trécul a trouvé, de chaque

1. A. Trécul, *Recherches sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens.* (*Annales des sciences natur. Botanique,* 6e série, t. XII, 1882.)

côté de la base de la feuille, l'arc vasculaire du faisceau substipulaire commençant avant que le premier vaisseau du médian existât.

L'étude de la course des faisceaux dans le pétiole ne saurait être séparée de celle de la nervation des stipules, puisqu'elle s'éclaire par ce fait que les faisceaux primordiaux, latéraux ou substipulaires, étaient primitivement les faisceaux propres des phyllomes représentés aujourd'hui par les stipules et doivent leur constance au fait même de la palingénie des stipules dans la famille.

Les exceptions elles-mêmes sont instructives. La feuille primordiale du *Biserrula Pelecinus* (fig. 220) ne reçoit qu'un faisceau et ses stipules, très réduites, sont énerves. Dans les feuilles suivantes (fig. 221), chaque branche latérale, issue du médian, envoie un rameau récurrent qui, vers la quatrième feuille, est devenu assez long pour laisser une trace dans le cylindre central. Le type ordinaire est alors réalisé en même temps que la nervation stipulaire se régularise.

La feuille du *Lotononis anthylloides* (fig. 224) reçoit deux faisceaux : un médian et un seul substipulaire ; elle n'a qu'une stipule. Ce fait est d'autant plus notable que, chez les *Lotus tetraphyllus* (fig. 223), *Lotus anthylloides* (fig. 225), *Dorycnopsis onobrychoides* (fig. 222), la trace est tridesmique, bien qu'il y ait une foliole précoce unilatérale occupant la même place que la stipule primaire du *Lotononis anthylloides* et fonctionnant comme celle-ci, Par conséquent l'apparition d'une stipule secondaire unilatérale ne retentit pas sur le nombre des faisceaux primordiaux comme l'existence d'une seule stipule primaire. Cela indique que l'existence des faisceaux substipulaires et celle des stipules primaires sont deux caractères palingéniques corrélatifs, tandis que l'existence des folioles stipuliformes, aussi bien que des folioles ordinaires, est un caractère cénogénique, pouvant agir sur la nervation secondaire du pétiole, mais non sur l'ébauche primordiale du système conducteur. Le caractère palingénique, antérieur aux conditions trophiques actuelles, survit à sa raison d'être. Physiologiquement, il est clair que les faisceaux substipulaires n'ont plus rien de commun avec le vestige inerte de la stipule, représenté

par l'émergence tanifère des *Lotus* et du *Dorycnopsis*. Mais la question présente une tout autre face, si l'on reconnaît dans les émergences le témoignage de l'existence de deux phyllomes unifasciculés, dont l'individualité a fini par être absorbée dans la constitution d'un membre plus parfait.

Voisin des *Lotononis*, le *Sarothamnus scoparius* est privé à la fois des deux stipules. Or on sait, depuis Nägeli[1], que la trace foliaire de cette espèce est monodesmique.

Cinq faisceaux entrent généralement dans la gaîne des *Phaseolus*; mais les feuilles primordiales n'en prennent que trois. Ce fait est d'accord avec les idées de Steinheil sur l'origine des feuilles distiques par association de feuilles opposées. La feuille des *Phaseolus* est un gamophyllome au second degré, dans lequel le type initial de la feuille trinerviée n'est pas intégré dans la résultante. La gamophyllie y est cénogénique et les composantes ont gardé leur indépendance au premier nœud, c'est-à-dire au début de l'ontogénie. Ces composantes elles-mêmes sont déjà des gamophyllomes, puisqu'elles sont stipulées.

Chez le *Phaseolus vulgaris*, d'après Nägeli, le faisceau médian fait parfois complètement défaut. Quand il existe, il naît par deux racines provenant de l'anastomose des quatre latéraux et plus tard envoie un prolongement direct vers la tige. La suppression du faisceau médian des *Phaseolus* est une nouvelle conséquence du phénomène de réduction qui a transformé la paire de feuilles opposées ou une feuille unique. Tout d'abord l'un des faisceaux médians ne sort plus au nœud et le gamophyllome ne prend plus que cinq des six faisceaux qui sortaient au premier nœud. J'ai déjà expliqué de la même façon la constitution des feuilles embrassantes du *Tanacetum vulgare*[2]. Mais chez les Radiées la théorie est plus hypothétique, puisqu'on n'y voit à aucun nœud l'absence d'agrégation comme chez les Phaséolées. Tous les faisceaux sortants escortent le médian unique. Les latéraux de la feuille non sortante fonctionnent alors comme latéraux de la feuille sortante; les latéraux propres de cette dernière se rapprochent davantage du plan méridien et, jouant le rôle d'un faisceau médian à deux

1. C. Naegeli, *Beiträge zur wissensch. Botanik*. Erstes Heft. (Leipzig, 1858.)
2. Vuillemin, *Tige des Composées*, 1884.

racines, provoquent l'avortement du médian primitif de cette feuille elle-même, ou un retard dans son apparition, ce qui nous achemine vers l'intégration du type tridesmique initial dans le gamophyllome.

Les bractées écailleuses de l'*Ononis fruticosa* (fig. 233), désignées par de Candolle sous le nom caractéristique de « *stipulæ aphyllæ* », n'envoient à la tige que deux faisceaux. Ceux-ci, par leurs ramifications dans les deux lobes latéraux de la bractée, se comportent absolument comme les faisceaux substipulaires des feuilles ordinaires de la même tige (fig. 234) et leur sont incontestablement homologues. La dent médiane, correspondant au rachis, renferme une nervure qui finit par s'unir à un rameau de l'un ou l'autre des faisceaux substipulaires. Dans les bractées élevées, ce rameau ne se prolonge pas assez, inférieurement, pour rejoindre la tige. Cet exemple complète, en donnant la réciproque, la démonstration fournie par les *Sarothamnus* et *Lotononis anthylloides*. La feuille se raccorde avec la tige par deux faisceaux seulement, parce que les stipules sont seules munies d'une nervation complète.

Ce cas ne doit pas être confondu avec celui du *Coronilla scorpioides*. Le rachis, opposé aux stipules dans les feuilles ordinaires, avorte complètement, dans sa partie libre, au voisinage de la fleur. Les bractées semblent réduites aux stipules et n'envoient à la tige que deux petites nervures. La trace du faisceau médian n'en persiste pas moins dans le pédoncule commun; elle fait même une légère saillie dans l'écorce, au point diamétralement opposé à la stipule seule sortante, puis s'amincit et s'éteint sans apparaître à l'extérieur. Le pédoncule axillaire se développe quelquefois; plus souvent il y a deux pédoncules latéraux que l'on croirait axillaires de la stipule, mais qui sont en réalité des ramifications précoces du bourgeon avorté, axillaire de la feuille elle-même réduite à un vestige. Dans la bractée du *Coronilla* il y a suppression, dans la bractée de l'*Ononis* il y a non formation de la feuille proprement dite. Les stipules, chez le *Coronilla*, sont un reste de la feuille à laquelle elles survivent en raison de leur indépendance; les stipules sont toute la feuille moins la languette médiane chez l'*Ononis*.

B. *Faisceaux stipulaires.* — α *Anatomie générale.* — On a depuis longtemps cherché, dans la nervation, le caractère distinctif des stipules que la morphologie simple semblait impuissante à fournir. Les vues nouvelles suggérées par la morphologie comparée demandent aussi le contrôle de la méthode anatomique. Il est donc essentiel de définir les relations des stipules avec les faisceaux primordiaux.

Déjà en 1857, Rossmann[1] indiquait, comme représentant les stipules, les portions d'écaille gemmaire extérieures aux faisceaux, généralement au nombre de trois, que l'appendice reçoit de la tige. D'après M. Van Tieghem[2], « les nervures des stipules vont *toujours* s'attacher, à peu de distance *au-dessous de la surface de la tige,* aux nervures du pétiole ou du limbe primaire dont elles ne sont que des ramifications. » M. Colomb[3] étudie les stipules de diverses plantes et en première ligne des Papilionacées ; il « propose de nommer stipule tout appendice inséré sur la tige et dont le système vasculaire est *exclusivement* formé de *dérivations empruntées aux faisceaux foliaires, avant que ceux-ci ne soient sortis de l'écorce* ».

Si cette définition n'ajoute rien aux propositions de M. Van Tieghem sur les faits observés, elle introduit une convention nouvelle, en excluant du nombre des stipules les appendices dépourvus de faisceaux. L'innovation est-elle commode dans la pratique? C'est possible. Mais elle est arbitraire : les faisceaux apparaissent tardivement dans certaines stipules et sont très inégalement développés, suivant l'activité des fonctions assimilatrices dévolues à l'organe. Un arrêt évolutif peut même en amener la suppression totale, quand la réduction extrême du rôle tophique transforme les stipules en organes spécialement adaptés à la protection ou à l'excrétion. Chez les Lotées en particulier, on trouve diverses transitions entre les organes répondant à la définition de M. Colomb et les appendices dépourvus de système conducteur. La définition en question, pour être pratique, n'en amène pas moins

1. Rossmann, *Beiträge zur Kenntniss der Phyllomorphose,* 1857.

2. Van Tieghem, *Traité de Botanique* (1re édit., p. 318, et 2e édit., p. 293).

3. Colomb, *Étude anatomique des stipules.* (*Bulletin de la Soc. botanique de France,* t. XXXIII, p. 288, 1886.)

le démembrement d'un ensemble de formations homologues et ne saurait servir dans le genre particulier de recherches que nous poursuivons.

Elle a de plus, comme celle de M. Van Tieghem d'ailleurs, le défaut de ne pas s'appliquer à tous les cas indiscutables. Je dis indiscutables, avec d'autant moins de crainte d'être contredit, que la première exception à mentionner concerne le *Trifolium repens*, que M. Colomb a choisi comme première base de son étude. Chaque stipule d'une feuille moyenne de *Trifolium repens* (fig. 257) reçoit généralement trois faisceaux : un médian, qui aboutit à la pointe de la stipule et que je nommerai *faisceau stipulaire principal,* un supérieur ou interne, assez court, un inférieur ou externe, volumineux, servant de collecteur aux nombreuses nervures, d'abord indépendantes, qui cheminent dans toute la partie externe de l'appendice. Chacune de ces nervures se courbe brusquement à la base en un arc à convexité inférieure, aboutissant à la nervure située immédiatement en dedans d'elle; le faisceau inférieur constitue de la sorte un sympode crénelé. Des trois faisceaux stipulaires, l'inférieur seul se raccorde avec le faisceau substipulaire dans l'écorce de la tige. Le faisceau stipulaire principal s'unit au faisceau substipulaire presque au sommet de la gaîne très allongée. Cette disposition est générale chez les Trifoliées : *Trifolium, Medicago, Melilotus, Trigonella, Ononis.*

Le faisceau supérieur ne rejoint pas toujours le faisceau substipulaire chez le *Medicago lupulina,* dans quelques feuilles des *Trifolium repens, Vicia lathyroides* et s'unit alors au stipulaire principal. C'est l'inférieur qui se jette souvent dans le médian chez les *Sutherlandia frutescens* (fig. 250), *Astragalus tumidus* (fig. 238), *A. glycyphyllos.*

Chez les *Medicago maculata* et plusieurs Viciées possédant les mêmes faisceaux, l'inférieur, au lieu de se comporter en sympode crénelé, présente une sorte de ramification pédalée (fig. 226).

On trouve des faisceaux stipulaires inférieurs à insertion dédoublée chez les *Trifolium repens, Lupinaster, elegans* (fig. 258). Des nervures accessoires rejoignent directement le latéral entre les faisceaux stipulaires principal et inférieur dans quelques feuilles de *Trifolium elegans, Medicago maculata* (fig. 226),

M. sativa. Ou bien il y a plusieurs stipulaires supérieurs distincts : *Trifolium Lupinaster, Ononis altissima, O. fruticosa, Hallia imbricata.*

Chez les espèces à stipule tridesmique, le nombre des faisceaux est moindre dans la feuille primordiale. Le système se réduit au stipulaire principal chez les *Trifolium repens* (fig. 229) et *arvense.* On trouve en outre le stipulaire inférieur, mais non le supérieur chez le *Trifolium subterraneum,* le supérieur, mais non l'inférieur et parfois le principal seul chez le *Trigonella cœrulea* (fig. 228). Le *Trigonella Fœnum-græcum* possède tantôt un seul faisceau, tantôt les trois insérés isolément. Une seule feuille primordiale de cette espèce peut présenter d'un côté à l'autre les différences extrêmes. Les mêmes variations s'observent chez le *Medicago sativa* (fig. 219); le stipulaire supérieur y est plus rarement distinct.

Les feuilles primordiales offrent donc une plus grande simplicité que les suivantes. La différence est bien plus tranchée, bien plus constante chez les *Trifolium* que chez les *Medicago :* elle s'accentue chez les genres qui ont les plantules les plus différenciées et les cotylédons articulés ; c'est ce qui permet d'y voir une réduction du type tridesmique et non une simplicité primitive. Cela concorde avec l'évolution des plantules des Trifoliées.

Les divers cas particuliers que nous venons de constater dans les feuilles ordinaires ou primordiales sont des variantes d'un même type. Le raccordement de la nervation stipulaire avec les faisceaux primordiaux de la feuille ne se fait donc pas exclusivement dans la tige ; la gaîne est souvent le siège de cette union, quand les stipules sont pétiolaires. Si la loi de M. Colomb ne s'applique qu'au cas où les stipules sont libres, il faut convenir qu'ici encore, les coupes microscopiques n'ajoutent pas beaucoup à la somme des connaissances morphologiques.

M. Colomb lui-même semble avoir reconnu que la rigueur de son critérium reposait sur une observation insuffisante, puisque, dans son Mémoire *in extenso,* publié l'année suivante [1], les *déri-*

1. Colomb, *Recherches sur les stipules.* (*Annales des sciences naturelles,* 7e série, t. VI, 1887.)

vations destinées aux stipules sont « très précoces en ce sens qu'elles naissent *le plus souvent* des faisceaux foliaires avant que ceux-ci soient sortis de la tige ». M. Petit admet de confiance la première opinion de M. Colomb et laisse de côté l'étude des stipules, parce que « en général leurs faisceaux libéro-ligneux sont indépendants du pétiole, au moins en dehors de la tige ». La nouvelle définition de M. Colomb, qui, d'ailleurs, ne nous avancerait guère, quand nous hésitons entre une foliole inférieure et une stipule, n'est pas plus exacte que la précédente. Elle veut dire en effet que les nervures de la stipule ne sont pas empruntées directement à la tige, mais que les faisceaux dont elles sont de simples dépendances se rendent ensuite à la feuille proprement dite. Or il n'en est pas toujours ainsi.

Chez le *Lathyrus Aphaca* (fig. 230), trois faisceaux sortent de la tige au nœud ; les faisceaux latéraux passent tout entiers dans les stipules; le faisceau médian envoie trois branches dans la vrille et en outre, de chaque côté, un rameau qui s'unit à une branche du latéral pour fournir à la nervation de la portion interne de la stipule. Si l'on réserve, avec M. Colomb, le nom de faisceaux foliaires à ceux qui passent dans le pétiole, représenté ici par la vrille, le système conducteur des stipules n'est pas formé exclusivement de dérivations empruntées aux faisceaux foliaires, puisque, des trois faisceaux sortants, deux sont entièrement stipulaires.

D'ailleurs peut-on dire que les faisceaux des stipules sont des *dérivations* empruntées aux faisceaux foliaires, quand on voit la plupart des nervures de la stipule apparaître isolément et envoyer des prolongements vers le haut et vers le bas, ces derniers venant se raccorder, soit avec d'autres nervures des stipules, soit, s'ils les trouvent sur leur chemin, avec celles du rachis?

Le lieu de cette union est presque livré au hasard. Il m'est arrivé de voir, chez un *Melilotus officinalis,* la nervure qui, d'habitude, s'insère sur le faisceau latéral vers l'aisselle, venir s'unir à la nervure stipulaire principale, qui s'y raccorde dans la partie libre. Dans une Luzerne, c'était la nervure supérieure qui avait subi le même accident. Chez une autre Luzerne (fig. 219), les deux premières feuilles se suivaient de si près, que leurs gaînes

s'étaient confondues en une sorte de collerette. La nervure inférieure d'une des stipules était venue s'insérer sur son homologue de la feuille inférieure, bien au-dessus du nœud où celle-ci rejoignait le faisceau foliaire. Dans un Fenu-grec, la nervure principale de la stipule arrivait seule au contact du latéral dans son trajet à travers la gaîne.

L'exemple du *Lathyrus Aphaca* nous a montré l'indépendance de la nervation des stipules à l'égard de celle de la feuille proprement dite, quand l'importance des premières comme organes assimilateurs l'emporte sur celle de la seconde. Cette condition se trouve portée au suprême degré d'exagération dans les cas de « *stipulæ aphyllæ* ». Quand on part de définitions *a priori*, on est porté à voir dans cette expression de de Candolle des termes contradictoires ; mais si l'on suit les transitions qui relient ces organes, dans les bractées d'*Ononis fruticosa*, aux stipules des feuilles assimilatrices de la même plante, il est impossible de ne pas considérer les uns et les autres comme homologues.

La feuille de l'*Ononis fruticosa* (fig. 234), comme celle des Trèfles, possède trois faisceaux qui passent dans la tige. Chaque latéral s'unit au médian par une forte anastomose et se continue dans le rachis ; mais auparavant il donne insertion aux faisceaux stipulaires , au nombre de trois, parfois deux ou quatre, dont un seul descend jusqu'à la tige. Celui-ci, comme chez les Trifoliées ordinaires, se distingue par le nombre considérable de branches de la région externe de la stipule auxquelles il sert de collecteur.

Les bractées (fig. 233) comprennent deux lobes bidentés, identiques aux stipules et, entre eux, une dent plus ou moins saillante au point correspondant au départ du rachis des feuilles vertes. Elles sont reliées à la tige par deux faisceaux homologues des substipulaires. Chaque substipulaire se continue directement par une grosse nervure se terminant, comme le faisceau principal des stipules, au sommet de la dent interne qui est en même temps la plus longue. Dès la base il donne un rameau externe en sympode crénelé, identique au faisceau stipulaire inférieur, et dont une branche, généralement la seconde, aboutit, comme dans la stipule des feuilles ordinaires, à la petite dent. Un rameau interne, plus faible que le prolongement du faisceau primordial,

se détache un peu plus haut : il correspond en réalité à la portion du substipulaire qui, après le départ du stipulaire principal, s'incurve vers le faisceau primordial médian. Par suite de la prépondérance du faisceau stipulaire principal, cet arc paraît n'en être qu'une ramification, tandis que, d'habitude, c'est lui qui passe pour être le support. Cette branche se redresse pour se terminer sur la marge du lobule médian. Dans cette dernière partie de son trajet, elle est évidemment homologue du faisceau latéral du pétiole. Avant de devenir ascendante, elle donne au moins une branche correspondant au stipulaire supérieur ; parfois aussi elle se ramifie dans son trajet longitudinal.

La nervation de la languette qui tient la place de la feuille proprement dite est particulièrement instructive. Elle renferme d'abord une forte nervure aboutissant au sommet et se bifurquant vers le bas. Dans l'intervalle qui sépare ce faisceau du latéral, il se développe, de chaque côté, une ou deux autres nervures, simples ou rameuses, également indépendantes ; mais toutes ces nervures finissent par s'accrocher les unes aux autres par leurs ramifications et à se relier, au moins d'un côté, au prolongement des substipulaires, par l'intermédiaire desquels ils s'unissent à la tige.

Ce cas nous impose des conclusions plus radicales encore que celui du *Lathyrus Aphaca*. L'extrême prédominance des stipules sur la feuille proprement dite entraîne cette conséquence que *les faisceaux de la feuille sont des dépendances des faisceaux des stipules*. L'ébauche de la portion impaire qui, dans les feuilles végétatives, est devenue le rachis surmonté de folioles, n'a pas plus d'individualité anatomique qu'une dent latérale de stipule, puisque les faisceaux nés isolément ne sont pour ainsi dire rien dans l'appareil conducteur du membre, tant qu'ils n'ont pas été recueillis par un prolongement des faisceaux substipulaires. Le faisceau médian lui-même, que nous sommes habitués à considérer comme un faisceau primordial, équivalent, pour le moins, des faisceaux latéraux, n'est plus ici qu'un infime appendice de ces derniers.

Ainsi donc, dans les bractées de l'*Ononis fruticosa*, la feuille est l'œuvre des stipules, ou, pour parler plus exactement, la feuille

perfectionnée est engendrée par l'association des ressources de deux phyllomes élémentaires. J'ai montré autrefois[1] que la série des appendices d'une Polygonacée, depuis les bractées non transformées en vue du rôle assimilateur jusqu'aux feuilles radicales, indiquait la série progressive suivant laquelle la feuille est née de l'ochréa et le membre complexe s'est substitué aux phyllomes primitifs.

Cette puissance organogène des stipules est révélée par un phénomène analogue dans les feuilles ordinaires de certaines espèces. Je reviens aux stipules du *Trifolium repens,* dont l'histoire est loin d'être épuisée. Les feuilles caulinaires du *Tr. repens* (fig. 257) ont une sorte d'ochréa; les stipules envoient au sommet de la gaîne une membrane liguliforme qui les relie en passant devant la base du rachis. La ligule renferme de chaque côté un ou deux faisceaux, qui s'incurvent en bas pour se rattacher au faisceau stipulaire supérieur par un trajet crénelé analogue à celui qui caractérise d'habitude les rameaux du faisceau inférieur. D'autre part, les stipules se soudent par leurs bords externes. Un faisceau apparaît au point diamétralement opposé à la nervure médiane de la feuille. Il est d'abord isolé comme le faisceau médian de la bractée d'*Ononis fruticosa* et atténué aux deux bouts. Plus tard une de ses ramifications s'unit à une branche extrême d'un des faisceaux stipulaires inférieurs. Tantôt cette nervure est très courte et rien n'indique sa présence au dehors; tantôt elle s'allonge pour pénétrer dans une petite dent médiane rappelant le rudiment de la feuille proprement dite de l'*Ononis*. Parfois même les faisceaux avoisinants s'affranchissent des liens qui les rattachaient à la stipule, car ils s'unissent en un tronc qui vient se fixer au faisceau substipulaire un peu au-dessous de l'insertion du faisceau stipulaire inférieur. Les stipules tendent donc à se dédoubler et à engendrer une seconde feuille opposée à la première.

Quand les stipules s'affranchissent du rachis et se soudent entre elles par leurs bords externes, il apparaît souvent une languette

1. *Les Unités morphologiques en botanique.* (*Association française pour l'avancement des sciences.* Congrès de Nancy, 1886.) — *A propos d'une communication* de M. Colomb. (*Bulletin de la Soc. botanique de France,* t. XXXIV, 1887.)

impaire dans l'échancrure qui sépare leurs pointes. Chez le *Coronilla coronata,* cette languette est énerve, ou bien un des faisceaux stipulaires envoie vers elle un rameau qui s'arrête loin du sommet.

Chez l'*Astragalus tumidus* (fig. 238), une nervure atteint presque la pointe du lobule impair bien saillant. Comme chez le *Trifolium repens,* elle s'anastomose, ainsi que deux autres nervures dont elle est souvent accompagnée, avec les rameaux les plus externes des faisceaux des stipules.

L'anatomie est donc d'accord avec la morphologie générale pour justifier l'assertion émise plus haut : des phyllomes du type simple et primitif qu'une adaptation spéciale a maintenu dans beaucoup de sépales, que l'absence de toute adaptation aux fonctions de la fleur ou de l'appareil assimilateur a conservé dans beaucoup de bractées, ont pu, en s'associant, donner naissance à cet appendice compliqué que nous appelons la feuille proprement dite. Elle prouve en outre que deux de ces phyllomes suffisent pour engendrer la feuille à trace tridesmique munie de deux stipules.

Le segment médian doit alors sa prédominance à une adaptation qui a fixé en lui tout le travail de la différenciation de la feuille en organe assimilateur. Le faisceau médian lui-même, qui est devenu le plus puissant, parce qu'il est la voie directe de communication entre le limbe et les racines, n'est apparu qu'après les faisceaux latéraux.

Cependant rien ne prouve qu'il en soit toujours ainsi. La portion principale de la feuille, au lieu d'être ébauchée par la concrescence des phyllomes stipulaires, peut coexister avec eux dans le principe comme phyllome équivalent; elle devrait alors à sa position privilégiée de centraliser les ressources de l'association et de prendre la direction de l'évolution du membre agrégé, comme chez les Ombellifères. Un gamophyllome ayant eu cette genèse ne différerait en rien de celui que nous voyons s'ébaucher, dans les exemples précédents, aux dépens de deux unités seulement. L'accélération ontogénique qui rend primitive la prédominance de la nervure médiane, sauf dans les cas exceptionnels comme celui que M. Trécul a signalé chez le *Galega,* ne permet plus de trancher la question, même par l'étude du développement.

Je citerai pourtant une circonstance favorable à l'idée de l'équivalence de certaines feuilles stipulées à trois phyllomes et non à deux. Chez le *Baptisia exaltata,* les feuilles caulinaires inférieures sont distiques. Elles prennent trois faisceaux dont les insertions sont à peu près aux sommets d'un triangle isocèle. La coupe de la tige étant légèrement elliptique, les insertions de deux feuilles successives projetées dans un plan ne se placent pas tout à fait aux angles d'un hexagone régulier; chaque latéral d'une feuille est plus rapproché d'un latéral de l'autre feuille que du médian de cette dernière. A part ce léger trouble, les insertions de deux feuilles successives ont les mêmes rapports que les nervures médianes de deux verticilles ternaires successifs comme ceux du Laurier-Rose. A mesure qu'on s'élève, les médians, au lieu d'être diamétralement opposés, se déplacent de telle sorte, qu'au sommet la divergence des feuilles a passé de 1/2 à 2/5. Les trois faisceaux de chaque feuille sont alors placés sur trois orthostiques contigus d'un prisme pentagonal. Chaque latéral droit sort sur le même orthostique que le latéral gauche du nœud précédent. Telle est la situation à la base de l'inflorescence. Dès le premier nœud pédonculaire, la feuille est remplacée par un phyllome simple, monodesmique, identique à une stipule, divergeant de 2/5 avec le médian de la dernière feuille. La seconde bractée, faisant un angle de 1/5 avec la première, s'insère sur l'autre orthostique non intéressé par la feuille supérieure, la troisième sur l'orthostique qui porte le latéral gauche de cette dernière. Les trois premières bractées forment un ensemble disposé comme le seraient les trois faisceaux d'une feuille ordinaire faisant suite à la dernière feuille végétative. La phyllotaxie montre donc en elles la désagrégation d'une feuille stipulée en trois phyllomes simples équivalant chacun à une stipule. Chacune des trois bractées inférieures est l'origine d'une spirale distincte et les trois spirales se serrent de plus en plus jusqu'au sommet de l'épi.

Dans la pratique, la feuille tridesmique des Papilionacées comprend trois phyllomes et il n'est pas absolument nécessaire de savoir si le médian est d'une apparition plus récente que les deux autres. Il suffit d'être prévenu de la possibilité de cette hétérochronie pour interpréter les exceptions qui se rencontreraient.

Actuellement les trois parties se distinguent d'une façon si générale, qu'elles rentrent également dans la catégorie des formations palingéniques, et l'on peut, sans crainte de confusion, opposer les stipules à la feuille.

On comprend à présent pourquoi toutes les définitions des stipules sont insuffisantes. Que l'on ait envisagé leur valeur physiologique, leurs connexions, leur forme générale ou leur anatomie, on a négligé le seul procédé qui pût les rendre intelligibles. La morphologie, comparée ou comparative, pouvait seule révéler leur nature d'organes rudimentaires, de vestiges d'un état de choses primitif. Je propose de définir les stipules d'après leur genèse constante, et non d'après leur situation, leur rôle, leur nervation variables. *Les stipules sont les vestiges des phyllomes primitifs, dont l'association a donné naissance à la feuille,* chez un grand nombre de végétaux. Les exemples empruntés aux Papilionacées s'accordent avec cette interprétation et avec elle seule. S'ils ne paraissent pas suffisamment probants, je prie le lecteur de se familiariser avec la morphologie comparée et comparative des phyllomes chez les Castanéacées et autres familles primitives de Dicotylédones, et aussi d'étudier les transitions entre les bractées et les feuilles des familles à stipules constantes. Je ne doute pas qu'alors il ne partage ma conviction. Le cadre de ce travail ne me permet pas de m'étendre sur ces preuves multiples.

Je dois pourtant rappeler un exemple qui a amené M. Gravis[1] à formuler, sur la valeur des stipules, une opinion analogue à celle que je soutiens. Chez l'*Urtica dioica* « les rapports des faisceaux de l'axe avec ceux des appendices et les rapports de ces derniers faisceaux entre eux semblent indiquer que les quatre stipules caulinaires sont homologues des deux feuilles ». La distribution de ces faisceaux conduit l'auteur à l'interprétation suivante des feuilles et des stipules de l'Ortie : « Chaque segment de la tige porterait un verticille de six appendices recevant chacun un faisceau semblable. Plus tard ces faisceaux se comporteraient diffé-

1. Gravis, *Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'*Urtica dioica. (*Mémoires couronnés par l'Académie royale de Belgique,* t. XLVII, 1885.)

remment et, des six pièces du verticille, deux opposées, très développées, deviendraient des feuilles, tandis que les quatre autres formeraient des *stipules caulinaires*. Celles-ci constitueraient donc des pièces *homologues des feuilles*. » L'idée fondamentale de la signification morphologique des stipules et de leur équivalence à un phyllome indépendant est donc énoncée par M. Gravis, d'après la course des faisceaux, comme elle l'avait été, d'après les caractères extérieurs, par Auguste Saint-Hilaire et surtout par Agardh et par M. Clos [1].

Mais un fait paraît avoir échappé jusqu'ici aux observateurs : c'est celui de la *symbiose entre les phyllomes primitifs* et de la part prise par les phyllomes latéraux au perfectionnement du médian. Ce rôle des phyllomes latéraux explique à la fois la réduction des stipules et leurs connexions avec la feuille proprement dite.

β. *Anatomie comparée.* —Les stipules une fois définies, voyons de plus près leur nervation. Du moment que le raccordement des faisceaux stipulaires avec les faisceaux foliaires ne s'effectue pas nécessairement dans la tige, je ne m'attacherai pas à reconnaître s'il se fait un peu plus haut ou un peu plus bas que le nœud. Le seul point intéressant est de savoir à quel faisceau se rattache la nervation des stipules. Sauf le cas où la stipule absorbe toutes les ramifications du faisceau substipulaire et reçoit en outre quelques branches du médian, sauf aussi et à plus forte raison le cas où le médian lui-même n'est qu'une dépendance de la nervation stipulaire, deux circonstances exceptionnelles chez les Papilionacées, les faisceaux des stipules s'insèrent exclusivement sur le faisceau latéral. Jamais la stipule n'a de racine fourchue se rattachant à deux faisceaux foliaires, comme M. Trécul en a signalé pour les folioles des *Astragalus* et des *Galega*.

La nervation des stipules se réduit au faisceau principal chez les *Cytisus Laburnum, Lotononis anthylloides* (fig. 224). Le faisceau est dépourvu de ramifications chez le *Genista tinctoria*. L'unique faisceau des Génistées se retrouve dans les stipules des

1. Clos, *Des Stipules considérées au point de vue morphologique.* (*Bulletin de la Soc. botanique de France*. t. XXVI, p. 151, 1879.) *Indépendance, développement, anomalies des stipules* (*ibid*, p. 189). Ces Mémoires contiennent la bibliographie du sujet.

Bonaveria, Hippocrepis comosa, Coronilla varia (fig. 236), *C. scorpioides, C. coronata, Scorpiurus vermiculata* (fig. 237).

Les faisceaux confluent au point même d'insertion dans les stipules arrondies à la base de l'*Æschynomene viscosa* (fig. 1). Chez les *Zornia* et *Myriadenus,* les trois faisceaux principaux de la stipule s'unissent au nœud même. Les deux latéraux envoient des branches, qui se soudent en un arc anastomotique, d'où se détachent les nervures des oreillettes.

Réduites aux émergences tanifères, les stipules de la plupart des Lotées et de plusieurs Ornithopées sont énerves.

Dans la lame foliacée qui soulève l'émergence tanifère des feuilles radicales, chez l'*Anthyllis Vulneraria* (fig. 245), il entre un seul faisceau, ramifié surtout en dehors et possédant, à la base, une branche plus forte que les autres. Quand le limbe stipulaire est concrescent avec la foliole inférieure, il reçoit souvent un rameau détaché du faisceau qui se rend à la foliole (fig. 247). En réalité ce rameau appartient bien à la stipule et il contracte avec la foliole une connexion secondaire, comme chez ce *Medicago sativa* (fig. 219), où, par une transgression analogue, un faisceau d'une stipule venait s'unir à l'appareil conducteur de la feuille opposée. La foliole ne reçoit, comme la stipule, qu'une nervure détachée du faisceau externe de la gaîne. Au point de vue exclusif de la nervation, ces deux appendices se ressemblent donc. On pourrait même dire que la stipule avec la foliole se comporte comme une stipule pétiolaire de Trifoliée, dans laquelle le faisceau principal serait représenté par la nervure de la foliole. Ce n'est là qu'une analogie lointaine. Les détails de la nervation ne sont pas les mêmes dans les deux appendices : les nervures de la stipule ne dépassent guère le troisième ordre et restent libres ; celles de la foliole inférieure sont bien plus rameuses et, par leurs anastomoses, circonscrivent les mailles d'un réseau.

Dans les feuilles qui suivent les cotylédons (fig. 239-243), l'émergence tanifère affleure directement sur le bord du pétiole dilaté ; mais la marge de la gaîne renferme un faisceau semblable à celui de la stipule, simplement bifurqué au sommet dans la feuille primordiale (fig. 240), ayant un ou deux rameaux dans la seconde feuille (fig. 242), des rameaux plus forts dans la troisième

(fig. 243). Par suite de l'allongement considérable de la région, les deux troncs principaux, au lieu de se rejoindre comme dans les stipules libres, viennent s'insérer isolément sur le faisceau externe du pétiole. Ces faisceaux stipulaires se terminent un peu au-dessous de l'émergence tanifère, parfois à son niveau ; ou bien une de leurs branches la dépasse. Dans un exemplaire (fig. 244) où l'émergence s'était dédoublée en deux masses distantes d'un millimètre environ, le faisceau se terminait entre les deux parties. Les rapports de ces nervures avec le faisceau externe du rachis et avec l'émergence glandulaire sont les mêmes que ceux des nervures des stipules libres. Il y a donc, dans les premières feuilles, concrescence de toute la partie foliacée des stipules avec la gaîne ; les faisceaux restent comme témoins de la structure intime des stipules en voie d'extinction, de même que les émergences tanifères marquent au dehors la place où les stipules se détachaient.

Sur les feuilles caulinaires de l'*Anthyllis Hermanniæ* (fig. 10), on voit aussi, sous l'émergence tanifère, un faisceau simple représentant le stipulaire principal et, un peu plus bas, un second faisceau marginal, s'unissant directement au faisceau latéral. Çà et là le faisceau inférieur, au lieu d'avoir une insertion indépendante, vient s'unir au faisceau stipulaire principal.

Les stipules secondaires des Lotées, comme les folioles inférieures des *Anthyllis*, reçoivent un seul faisceau quand elles sont petites : *Lotus tetraphyllus* (fig. 223), *Dorycnopsis onobrychoides* (fig. 222). Plus souvent on distingue deux faisceaux, dont l'inférieur est le plus petit, parfois trois. Tous ces faisceaux sont très rapprochés, à l'insertion, de manière à se souder dès la base du pétiolule. C'est le cas des *Lotus corniculatus* (fig. 259), *ornithopodioides, anthylloides* (fig. 225). Chez le *Bonjeanea recta,* le faisceau supérieur, au lieu de s'arrêter sur le faisceau latéral, se continue à travers une forte anastomose des faisceaux primordiaux pour rejoindre le médian. Chez les *Tetragonolobus* (fig. 251, 252), les caractères stipulaires s'accentuent pour la nervation comme pour la morphologie externe : la préfoliole reçoit en effet un faisceau principal atteignant la pointe, un supérieur et un inférieur recevant les branches courbées à la base de la région inféro-latérale ; sa nervation réticulée est d'ailleurs celle des folioles.

Dans les stipules adnées au pétiole des *Ononis* (fig. 234, 262), les faisceaux, au lieu de confluer en un tronc commun, se partagent en principal, supérieur et inférieur. L'inférieur est le plus volumineux ; car le médian, peu ou point ramifié dans sa portion inférieure, recueille seulement les nervures avoisinant la dent terminale. Tantôt les ramifications sont à peu près longitudinales et sans anastomoses (*Ononis Natrix, O. fruticosa*) ; tantôt les stipules ont une nervation réticulée (*O. altissima*).

Les autres Trifoliées ont conservé cette disposition de leur forme souche. Le *Parochetus communis* fait seul exception. Les stipules y sont à peine appuyées au rachis à l'extrême base. La nervure principale continue la direction du faisceau substipulaire et reçoit le faisceau stipulaire inférieur ; la nervure supérieure seule en est indépendante et vient aboutir, vers l'angle de la stipule et du rachis, à la forte branche presque transversale, qui unit le latéral du pétiole au substipulaire.

Ce type n'offre pas d'importantes modifications chez les Viciées (fig. 263). Il se retrouve çà et là dans d'autres tribus.

Les stipules minimes du *Sutherlandia frutescens* (fig. 250) contiennent trois faisceaux simples, qui s'insèrent isolément ou s'unissent entre eux. L'*Astragalus glycyphyllos* a généralement les trois nervures principales ; mais il n'est pas rare que ce nombre soit dépassé ou réduit à deux. Chez l'*Astragalus tumidus* (fig. 238), le faisceau inférieur s'unit au principal ; le supérieur lui-même n'est pas toujours indépendant. Chez le *Psoralea plicata*, les faisceaux supérieur et médian sont simples ; rien n'indique l'inférieur. Les trois faisceaux sont généralement distincts chez le *Psoralea bituminosa ;* mais il n'y en a plus qu'un dans la stipule du *Ps. corylifolia,* tandis que six ou sept s'échelonnent sur la longue gaîne du *Ps. lathyrifolia.* On trouve encore cinq ou six faisceaux dans les stipules de la plupart des *Hallia, Smithia,* etc. Chez les *Stylosanthes viscosa* et *cerriifolia,* le faisceau supérieur fait défaut ; les deux autres s'unissent dans la dent étroite qui représente toute la portion libre de la stipule.

Les diverses dispositions de la nervation stipulaire sont clairement liées aux différences dans la forme et les connexions des stipules elles-mêmes. Elles sont, par suite, peu utiles à décrire.

Rappelons seulement les indications fournies par les nervures marginales de la Vulnéraire et leur signification atavique. Les types si distincts des Génistées et des Trifoliées sont facilement réductibles l'un à l'autre et l'on ne peut pas dire que l'un d'eux marque un progrès sur l'autre. Dans des familles bien plus primitives, le type Trifoliée était déjà réalisé chez les *Carpinus*, le type Génistée chez des Saules. Il suffit que la surface d'insertion de la stipule s'allonge pour que le raccordement des faisceaux suive l'entraînement de l'appendice et se disperse le long du rachis. Nous ne pouvons donc pas soupçonner quel a été le type initial dans la famille. Ce que nous savons des propriétés ataviques, des Génistées d'une part, des *Ononis* de l'autre, laisse la question insoluble.

Si la nervation des stipules est presque négligeable au point de vue taxinomique, elle nous a révélé la nature du faisceau latéral. Ce dernier est un sympode appartenant, au-dessous de l'insertion du stipulaire principal, au faisceau du phyllome devenu stipule, et, à partir de cette insertion, à un rameau de ce même faisceau, destiné à mettre en communication les phyllomes associés.

C. *Faisceaux supra-vaginaux.* — La limite entre la gaîne et le pétiole est assez vague, quand il n'y a pas d'articulation. Mais, vers le point où le rachis se définit, il s'établit généralement des connexions entre les faisceaux primordiaux. On peut convenir de considérer comme limite supérieure de la gaîne le niveau de cette anastomose. Les faisceaux latéraux en marquent les limites latérales, les faisceaux externes étant rapportés aux stipules. On appellera alors les branches anastomotiques : *faisceaux supra-vaginaux.*

L'union s'établit par une branche qui va du latéral au médian chez les *Cytisus Laburnum, Dorycnopsis Gerardi, Anthyllis Vulneraria* (fig. 244), *Lotus ornithopodioides, Ononis Natrix, O. fruticosa, Astragalus glycyphyllos ;* du médian au latéral, chez les *Genista tinctoria, Tetragonolobus siliquosus* (fig. 252), *Hallia imbricata, Psoralea corylifolia, Sutherlandia frutescens, Trifolium subterraneum, Tr. arvense, Vicia lathyroides.* Un rameau du latéral rejoint le médian, en même temps qu'un rameau du médian rejoint le latéral, chez les *Medicago sativa, M. lupulina,*

M. maculata, Melilotus officinalis, Coronilla varia (fig. 236), *Psoralea lathyrifolia*. Parfois, chez l'*Ononis Natrix*, un court diverticule du médian se rend à la branche issue du latéral et peut même la doubler dans toute son étendue. Enfin les rameaux se rejoignent à moitié chemin et s'unissent chez les *Lotus corniculatus* (fig. 259), *Trifolium pratense, Tr. repens* (fig. 257), *Lathyrus Aphaca*.

Il n'y a pas de connexions entre les faisceaux primordiaux au sommet de la gaîne chez les *Lotononis anthylloides, Lotus tetraphyllus* (fig. 223), etc. Tandis que les anastomoses persistent jusqu'à la base de l'inflorescence chez les *Physanthyllis, Dorycnopsis*, elles manquent aux feuilles élevées chez la plupart des vrais *Anthyllis* (fig. 249), chez le *Trifolium elegans*. Elles sont absentes ou inconstantes dans les feuilles inférieures du *Trifolium Lupinaster*.

L'anastomose supra-vaginale manque à la première feuille de certaines espèces qui la possèdent dans les feuilles moyennes, telles que *Tetragonolobus purpureus* (fig. 251), *Trifolium repens* (fig. 229). Elle est inconstante ou rudimentaire chez les *Medicago sativa, Trigonella Fœnum-græcum*. Observons à ce sujet que, dans les feuilles réduites qui apparaissent sur la plante adulte, par exemple dans les feuilles à limbe unique de l'*Ononis altissima* (fig. 262), cette anastomose fait défaut, bien que les feuilles voisines trifoliolées en soient pourvues. Ce caractère de structure n'a donc pas plus de valeur que la forme extérieure; il est la conséquence de la réduction morphologique générale.

La distinction entre la gaîne et le rachis s'efface complètement chez les *Anthyllis Hermanniæ* (fig. 10-11), *Lotus sessilifolius, L. peliorhynchus, Ludovicia Kremeriana*, dans les feuilles unifoliolées de l'*Ononis altissima*.

Les anastomoses établies entre les trois faisceaux primordiaux, au sommet de la gaîne, sont presque toujours supérieures au niveau d'où partent les faisceaux stipulaires : que ceux-ci soient au nombre de trois ou réduits à l'unité. Cette règle se vérifie chez les Papilionacées les plus diverses, telles que : *Genista tinctoria, Ononis altissima, O. fruticosa, O. Natrix, Trifolium repens, Tr. Lupinaster, Tr. arvense, Tr. subterraneum, Medicago sativa,*

M. maculata, M. lupulina; Trigonella cærulea, Tr. Fœnum-græcum, Melilotus officinalis, Scorpiurus vermiculata, Coronilla varia, Bonaveria Securidaca, Hippocrepis comosa, Psoralea corylifolia, Ps. lathyrifolia, Hallia imbricata, Biserrula Pelecinus, Sutherlandia frutescens, Astragalus glycyphyllos, Vicia lathyroides, etc.

L'*Anthyllis Vulneraria* offre, d'une feuille à l'autre, des variations instructives. Les feuilles radicales moyennes, dont les stipules sont bien individualisées et typiquement développées au-dessous de l'émergence tanifère, ont un faisceau stipulaire naissant plus bas que l'anastomose. Dans les feuilles suivantes, dont la stipule se soude avec la foliole inférieure, le faisceau stipulaire ne s'insère plus sur un faisceau primordial, mais sur une branche extérieure au véritable latéral, qui s'épuise dans la première foliole ou dans la seconde après avoir donné une nervure à la première. Malgré les apparences contraires, et grâce à l'intermédiaire de cette branche extérieure, le raccordement du faisceau stipulaire avec le faisceau latéral se fait donc au-dessous du niveau où la branche unissante se dégage du faisceau primordial. La même disposition se retrouve dans les feuilles inférieures où la stipule est entièrement fondue dans la gaîne.

La seule exception est fournie par la feuille primordiale privée de folioles (fig. 240). Cette feuille ne possède que les trois faisceaux primordiaux jusqu'à la base du limbe et les stipulaires s'insèrent plus haut que les branches anastomotiques. A vrai dire la distinction entre le pétiole et la gaîne, si vague dans les feuilles suivantes, n'est plus du tout indiquée ici et l'exception s'explique suffisamment par l'entraînement des stipules et l'effacement complet de leur individualisation. Dans les feuilles supérieures raccourcies de la Vulnéraire, l'anastomose fait défaut (fig. 249).

Les faisceaux supra-vaginaux n'ont pas, avec les stipules secondaires des Lotées, les mêmes relations qu'avec les vraies stipules. Chez le *Lotus corniculatus,* la nervure du pétiolule envoie une grosse branche descendante dans le faisceau latéral de la gaîne, une petite dans le faisceau latéral du rachis, enfin des filets moyens qui se perdent dans l'anastomose supra-vaginale. L'in-

sertion de la préfoliole stipulaire chevauche, par conséquent, sur l'anastomose. Il en est de même chez les autres *Lotus* munis d'anastomoses et chez les *Bonjeanea*. L'unique stipule secondaire du *Lotus anthylloides* envoie une racine qui descend obliquement vers le faisceau médian, en croisant l'anastomose normale qui monte du latéral vers le médian. Cette dernière représente, du côté opposé, tout le système supra-vaginal; la trace foliolaire descendant du latéral y fait naturellement défaut.

Les *Tetragonolobus* présentent, à l'égard des *Lotus*, les mêmes différences dans les préfolioles que les Trifoliées présentent à l'égard des Coronillées dans les stipules. En d'autres termes : l'insertion, au lieu d'être contractée, est entraînée sur une certaine étendue le long du pétiole et comprend trois faisceaux distincts. Cette modification ne fait que rendre plus évidente la différence entre la stipule primaire et la stipule secondaire. Ici encore, le faisceau inférieur s'insère au-dessous de l'anastomose, tandis que le médian et le supérieur s'insèrent au-dessus de celle-ci (fig. 252).

D. *Faisceaux vaginaux.* — L'espace compris entre les faisceaux primordiaux et l'anastomose supérieure de la gaîne contient parfois d'autres faisceaux plus petits, rattachés aux précédents. Je les appellerai faisceaux propres de la gaîne ou *faisceaux vaginaux*.

Chez l'*Anthyllis Hermanniæ,* c'est un simple rameau, détaché du latéral en dedans, comme le stipulaire s'en sépare en dehors (fig. 10, 11).

Chez le *Medicago sativa* (fig. 256), les faisceaux vaginaux naissent libres dans l'espace qui sépare les faisceaux principaux et s'étendent à peu près longitudinalement. Par suite de l'obliquité du faisceau latéral, qui s'écarte inférieurement du médian, les faisceaux de la gaîne ont bien plus de chance de rencontrer le latéral par leur extrémité supérieure que par l'inférieure; mais, la direction inverse des courants rendant leur association imparfaite, ils ne donnent que de faibles anastomoses au faisceau latéral au point de contact, et, accolés à ce faisceau, ils continuent leur marche ascendante, jusqu'à ce qu'ils rencontrent le rameau anastomotique arqué, parti du médian. Certains faisceaux plus grêles

rencontrent les premiers cordons vaginaux par l'une ou l'autre de leurs extrémités; ils en représentent les ramifications récurrentes ou directes. Tous ces faisceaux ont une direction générale parallèle à la nervure médiane. Sur la feuille développée, on a l'impression de faisceaux vaginaux libres à leur extrémité inférieure et suspendus au sommet de la gaîne. Quand il y en a plusieurs, le plus interne se détache parfois directement de l'arc qui va du médian au latéral; les autres, ou le faisceau unique quand tous aboutissent à une racine commune, semblent sortir du latéral, mais à rebours, puisqu'ils se dirigent en bas. A un examen plus attentif, ces faisceaux récurrents apparaissent comme les terminaisons de la branche anastomotique qui, après avoir donné une racine au latéral du pétiole, s'accole au faisceau substipulaire, tout en se dirigeant en sens inverse et en dégage peu à peu ses éléments, non sans avoir contracté quelques anastomoses avec le faisceau montant.

On trouve aussi, dans quelques feuilles du *Trifolium pratense* (fig. 255) un ou deux faisceaux vaginaux libres ou suspendus à l'arc anastomotique. Parfois leurs rameaux rejoignent le latéral.

Le même système est tout à fait rudimentaire dans quelques feuilles de l'*Ononis Natrix* (fig. 235), où un petit faisceau vaginal, continuant l'anastomose partie du médian, se dégage au contact du latéral.

Une disposition semblable existe chez le *Trifolium Lupinaster;* mais elle se complique par suite de l'allongement de la gaîne (fig. 253). Les faisceaux vaginaux sont plus nombreux, plus longs que chez la Luzerne; la branche terminale de l'arc anastomotique, descendant le long de la nervure latérale, se prolonge bien plus bas, en sorte que les cordons récurrents continuent à se dégager jusqu'au voisinage de la tige. On voit aussi quelques faisceaux qui atteignent le médian par leur extrémité inférieure et en deviennent des ramifications directes. Le latéral de certaines feuilles a, vers la base, des rameaux ascendants; ceux-ci rejoignent les vaginaux ordinaires à insertion supérieure; les rameaux des vaginaux récurrents eux-mêmes s'unissent çà et là et la nervation de la gaîne présente des mailles allongées.

Chez le même *Trifolium Lupinaster,* les faisceaux inférieurs des stipules s'unissent au point diamétralement opposé à la nervure médiane et circonscrivent un espace ayant la même forme que la gaîne. Les faisceaux qui s'en détachent sont généralement descendants, plus ou moins anastomosés entre eux, et rappellent la nervation vaginale.

E. *Faisceaux ligulaires.* — Dans les feuilles élevées, les stipules du *Trifolium Lupinaster* sont reliées par une ligule passant comme un pont au-devant du rachis rudimentaire. Cette ligule (fig. 254) renferme des faisceaux dont l'externe vient se rattacher au latéral en dehors, comme les faisceaux de la stipule, mais par une insertion distincte du stipulaire supérieur; les autres s'unissent à l'arc anastomotique parti du médian. Par le faisceau externe, le système conducteur de la ligule se rattache à la nervation stipulaire; par les autres elle fait partie de la nervation vaginale qui est essentiellement dépendante de l'arc anastomotique.

La membrane qui relie les deux stipules en arrière et qui présente, sur les feuilles inférieures, un lobule impair correspondant à la ligule, emprunte ses faisceaux à l'arc anastomotique qui relie les stipulaires inférieurs, comme l'anastomose supra-vaginale relie les stipulaires supérieurs.

La ligule du *Trifolium repens* (fig. 257) a une nervation moins individualisée que celle de l'espèce précédente; car ses faisceaux s'insèrent sur la nervure supérieure des stipules. Il arrive même quelquefois que la partie la plus élevée de la stipule est si raccourcie, que le faisceau stipulaire supérieur se détache du latéral tout à côté du stipulaire principal. Chez les deux espèces, la ligule n'existe que dans les feuilles supérieures où le pétiole est raccourci.

La ligule, la gaîne, les stipules, la membrane interstipulaire, antipode de la gaîne, représentent les restes des phyllomes primitifs et atteignent le plus haut degré de complication structurale dans les cas où la feuille proprement dite est moins complètement évoluée. Elles ont donc la signification de vestiges, bien que leur complication propre ait altéré la simplicité primitive.

Le phyllome médian, chez le *Trifolium Lupinaster,* possède un faisceau trifurqué, dont la branche médiane s'incurve en

dehors pour contribuer à l'édification du rachis; les deux branches latérales se ramifient en dessus pour nervier la ligule, en dessous pour donner les faisceaux vaginaux. Le faisceau de chaque phyllome latéral se trifurque également pour donner trois faisceaux stipulaires; la branche interne, outre les ramifications destinées aux stipules, donne un gros rameau à la feuille proprement dite. Ce rameau, avant de devenir le faisceau latéral rachidien, contracte des relations avec les branches latérales du faisceau médian et donne encore un faisceau ligulaire. Enfin un second phyllome médian, antipode de celui qui fournit le faisceau médian de la feuille, est d'apparition plus récente et imparfaitement distinct des stipules qui l'ont engendré. Sa nervation se rattache à celle des stipules.

III. — Faisceaux des pétioles.

F. *Faisceaux rachidiens principaux.* — On se figure volontiers que les faisceaux du rachis sont les faisceaux primordiaux eux-mêmes, prolongés au delà de la gaîne. Cette opinion a pour base la concordance du nombre trois dans les deux régions, ainsi que M. Plitt l'a constaté chez des *Genista, Lotus, Coronilla, Hippocrepis, Trifolium, Ononis, Medicago, Melilotus, Trigonella, Pocockia* et comme on l'observe chez des représentants de toutes les tribus.

Mais il est loin d'en être toujours ainsi. Le nombre trois persiste dans le pétiole de feuilles munies d'un seul faisceau primordial, comme les premières feuilles du *Biserrula Pelecinus,* comme les feuilles ordinaires du *Sarothamnus scoparius,* et les faisceaux pétiolaires latéraux se rattachent par la base au médian. Chez le *Lotononis anthylloides,* le faisceau primordial latéral se continue avec un latéral du rachis; mais de l'autre côté, où il n'y a pas de faisceau primordial, le rachis possède néanmoins un cordon latéral (fig. 224), que l'on peut considérer comme une ramification du médian, au même titre que les deux latéraux du *Sarothamnus.*

La vrille du *Lathyrus Aphaca* (fig. 230) reçoit trois faisceaux insérés sur le médian, car toutes les ramifications des latéraux

sont absorbées par les stipules. Il est curieux de comparer les feuilles ordinaires de cette espèce avec les appendices rudimentaires qui occupent souvent, sur une grande étendue, la base des tiges. Dans les plus inférieures (fig. 231), comme dans les feuilles primordiales des autres Viciées, il y a trois faisceaux primordiaux. Chaque latéral donne trois stipulaires et rien de plus; le médian traverse la lamelle impaire correspondant à la feuille, et donne seulement, de chaque côté, un mince filet qui s'unit au stipulaire interne. Chaque phyllome contient donc un faisceau émettant deux branches latérales; les branches du médian rejoignent de chaque côté la branche contiguë du latéral. Parfois un cordon très fin se détache du stipulaire interne pour monter dans la languette médiane sans en rejoindre le faisceau. Dans les feuilles suivantes (fig. 232), la languette médiane s'élargit et, de linéaire, devient lancéolée. Au lieu d'un seul faisceau, elle en contient trois; mais ce progrès de la feuille se réalise aux dépens des stipules, car chaque stipule n'a plus qu'un faisceau médian et un latéral externe; c'est donc le stipulaire interne qui, après avoir reçu le rameau du médian, devient foliaire. Contrairement à ce que nous venons de voir dans la vrille, le faisceau latéral de la portion correspondant au pétiole est donc ici une dépendance du phyllome latéral et non plus exclusivement du médian. Les connexions des faisceaux rachidiens avec les faisceaux primordiaux varient donc, d'une espèce à l'autre, d'une feuille à l'autre, suivant la puissance respective des stipules ou du rachis.

M. Trécul avait déjà remarqué que parfois, chez le *Galega officinalis,* « des vaisseaux courbes naissent isolément à la base de chaque foliole, s'unissent entre eux et forment un fragment de latéral qui vient aboutir au substipulaire ou à une branche de ce dernier qui vient à sa rencontre ». Ici donc, si l'on en juge d'après l'extension des vaisseaux, le faisceau latéral rachidien ne serait qu'un collecteur des traces foliolaires.

Les cas fréquents où les faisceaux sont plus nombreux dans le rachis que dans la gaîne révèlent également un rapport direct entre la forme et la puissance du rachis et sa nervation, au lieu de la fixité qui se montre dans les faisceaux primordiaux. Quand la feuille est multijuguée, les faisceaux supplémentaires dispa-

raissent progressivement de bas en haut et souvent il ne persiste que trois cordons vers le sommet du rachis. On peut donc considérer le nombre trois comme fondamental, bien qu'il soit réalisé par divers procédés, et appeler *faisceaux principaux* du rachis le cordon médian et les deux latéraux, qui se trouvent soit seuls, soit renforcés par des *faisceaux supplémentaires.*

G. *Faisceaux rachidiens supplémentaires.* — Quand il y a cinq faisceaux dans toute la longueur du rachis, chaque intermédiaire se partage au sommet entre la foliole paire correspondante et la foliole terminale. Néanmoins on n'est pas autorisé à y voir une simple trace des folioles, car parfois (*Lotus corniculatus*) le faisceau intermédiaire n'atteint pas le nœud foliolaire, mais n'existe qu'au voisinage de l'anastomose vaginale (fig. 259). Chez le *Coronilla varia,* l'intermédiaire a deux racines nées respectivement de l'une des branches croisées qui vont du médian au latéral et du latéral au médian (fig. 236). Chez le *Vicia lathyroides,* il absorbe la branche partie du latéral, tandis que la branche détachée du médian, ne lui donnant qu'un rameau, aboutit elle-même au latéral. Chez le *Lotus corniculatus,* il se détache du confluent des deux rameaux issus respectivement du médian et du latéral à la base du rachis. Chez le *Trifolium elegans* (fig. 258), le faisceau intermédiaire prolonge aussi ce confluent; mais il persiste dans les cas exceptionnels où le rameau détaché du médian fait défaut: il se rattache exclusivement au latéral. C'est encore une branche du faisceau latéral, recevant le faible rameau du médian, qui constitue l'intermédiaire chez le *Trifolium repens.* Au contraire, chez le *Trifolium pratense* (fig. 255), les intermédiaires représentent des branches de la trifurcation du médian et reçoivent les anastomoses envoyées des latéraux vers ce dernier.

Ainsi donc, même chez des espèces voisines, les intermédiaires s'unissent indifféremment au médian, au latéral ou aux deux à la fois : preuve de leur indépendance primitive ou de leurs connexions secondaires avec les faisceaux primordiaux comme avec les folioles.

L'*Ononis Natrix* m'a offert un cas tout spécial (fig. 235). Du rameau supra-vaginal allant du latéral au médian, se détachait d'un côté un faisceau intermédiaire fonctionnant comme un second

médian et aboutissant à une foliole surnuméraire subterminale. Ce faisceau recevait de la foliole latérale correspondante la racine destinée au médian. Le médian principal, à son tour, envoyait une branche vers la foliole subterminale. Celle-ci recevait donc trois faisceaux, comme la foliole impaire normale, tandis que les deux autres folioles n'avaient chacune, conformément à la règle, qu'une paire de racines. Parfois aussi, chez cette même espèce, quelques vaisseaux se décollent de chaque latéral vers la base du rachis, pour rejoindre ce même faisceau au sommet. Ces boutonnières n'ont aucune importance anatomique; cependant, sur une coupe, tout fait nombre et ces fascicules aberrants troublent la simplicité primitive.

H. *Trace foliolaire dans le rachis.* — α. *Faisceaux externes.* — Chez d'autres espèces, les faisceaux supplémentaires sont clairement des traces foliolaires. Tantôt ils sont *externes,* tantôt ils sont *intermédiaires* au médian et aux latéraux. L'*Anthyllis Vulneraria* nous offre un bel exemple du premier cas (fig. 239-249).

La première feuille simple n'a que les trois faisceaux rachidiens principaux; les suivantes, munies de deux petites folioles, ont en outre, de chaque côté, un cordon externe, qui s'épuise dans la foliole, sans contracter aucune anastomose avec les faisceaux latéraux et qui, de là, se dirige vers le bas pour s'unir au substipulaire au-dessous du départ des latéraux, après avoir, chemin faisant, recueilli les faisceaux stipulaires.

Sur les feuilles plus compliquées, on voit jusqu'à trois faisceaux externes de chaque côté. Ils manquent aux nœuds supérieurs du rachis; parfois même un des latéraux rejoint le médian un peu au-dessus de la dernière paire de folioles. Les folioles latérales les plus élevées (une ou deux de chaque côté, parfois une d'un côté, deux de l'autre) s'insèrent par deux racines aboutissant, l'une au médian, l'autre au latéral. La foliole suivante donne une racine au latéral; l'autre racine descend en dehors pour former un premier faisceau externe qui aboutit au substipulaire au-dessous du point où l'anastomose supra-vaginale se sépare du faisceau rachidien latéral. Le faisceau externe, au point où il devient longitudinal, envoie souvent, mais non constamment, un petit

rameau qui le prolonge vers le haut pour se jeter dans le latéral. Ce rameau unissant, d'abord court et presque transversal, est entraîné par l'allongement de l'entre-nœud et devient oblique ou presque ascendant. On pourrait croire que le faisceau latéral des entre-nœuds supérieurs se continue par le faisceau externe et que la partie qui prolonge vers le bas le latéral n'est qu'un faisceau intermédiaire représentant une trace foliolaire. Mais l'inconstance de l'anastomose ne permet guère cette interprétation. D'ailleurs la racine interne des folioles supérieures envoie une anastomose semblable vers le latéral. La foliole suivante s'insère de la même façon, ou bien la branche interne de la fourche s'unit au premier cordon externe et l'autre descend directement sur le substipulaire; elle forme un deuxième faisceau externe et ainsi de suite. Le nombre des faisceaux externes est sous la dépendance de celui des folioles sans lui être nécessairement proportionnel. La foliole qui suit les stipules peut se comporter comme les autres; mais il arrive souvent que, comme les faisceaux stipulaires eux-mêmes, sa nervure vient s'insérer par une seule racine sur le faisceau le plus extérieur.

Chez le *Ludovicia Kremeriana,* dont les cinq folioles naissent presque au même niveau, les folioles paires supérieures se rattachent chacune au faisceau médian et à un latéral; les folioles inférieures n'ont pas de rapport avec le médian; mais, outre la racine qui s'unit au latéral, elles émettent une seconde racine externe. Celle-ci descend pour rejoindre le latéral au nœud même ou dans l'écorce de la tige et forme ainsi un faisceau externe dans la région pétiolaire, où l'on ne distingue d'ailleurs ni gaîne, ni rachis.

Les feuilles élevées et notamment les feuilles opposées de la base de l'inflorescence du *Bonaveria Securidaca* n'ont que les trois faisceaux principaux. Mais dans l'entre-nœud rachidien inférieur des feuilles moyennes, il y a en outre, de chaque côté, un faisceau externe recevant la seconde racine des folioles de la première paire, tandis que toutes les folioles plus élevées s'insèrent à la fois sur le médian et le latéral. Comme chez l'*Anthyllis,* le faisceau externe se prolonge au-dessus de la courbure qui se dirige vers la foliole, et le prolongement s'unit au faisceau latéral.

La même anastomose se retrouve, plus distincte que chez la Vulnéraire, entre le faisceau latéral et la racine qui se détache des autres folioles pour gagner le médian.

β. *Faisceaux intermédiaires.* — Vers le sommet du rachis de l'*Anthyllis Vulneraria* et dans la plus grande partie des feuilles du *Bonaveria*, la racine interne des folioles, en rejoignant le médian, occupe la région intermédiaire entre ce faisceau et les latéraux. Mais comme cette branche unissante est presque transversale, elle dépasse à peine le nœud foliolaire et ne constitue pas une véritable trace. Il en est de même, d'une façon générale, chez les Lotées, les Coronillées, les Trifoliées.

Chez les Galégées, les traces foliolaires sont fréquemment représentées par des faisceaux intermédiaires, ainsi que M. Trécul l'a fort bien vu chez les *Galega* et les *Astragalus*. Une feuille de *Sutherlandia frutescens* (fig. 250) convient pour montrer cette disposition dans sa plus grande netteté. Comme toujours, la racine externe et inférieure de la nervure foliolaire rejoint le faisceau latéral très près du nœud. La racine interne destinée au faisceau médian a un trajet court dans les nœuds supérieurs; mais à mesure qu'on descend, on la voit prendre un allongement toujours plus grand. Au lieu de croiser immédiatement le faisceau latéral, elle finit par descendre presque verticalement du côté ventral du rachis en avant et en dehors du latéral; elle ne s'incurve que vers la base de l'entre-nœud pour atteindre le médian. Sur la plupart des coupes elle se montre donc comme un faisceau surnuméraire ventral.

Une nouvelle complication résulte de l'existence de l'anastomose que la racine interne envoie au faisceau latéral. Vers le sommet du rachis, cette branche est très courte et limitée au nœud; un peu plus bas elle est étirée de façon à se détacher de la racine interne au-dessous du nœud et à rejoindre le latéral vers le tiers de l'entre-nœud supérieur. Vers le milieu du rachis, l'allongement est tel, que la branche anastomotique remontant de la racine interne est arrêtée au passage par la longue trace de la foliole insérée immédiatement au-dessus; l'anastomose entre la racine interne et le faisceau latéral est remplacée par un cordon longitudinal reliant les racines internes de deux folioles consécutives.

M. Trécul a parfaitement décrit ce faisceau unissant chez l'*Astragalus vimineus ;* mais il l'avait considéré comme une formation entièrement nouvelle. « Cette double insertion vasculaire des folioles étant établie, dit-il, de nouveaux faisceaux longitudinaux plus grêles naissent dans le rachis entre les précédents... Ils mettent en communication, les uns avec les autres, les faisceaux obliques qui attachent les folioles au médian du rachis. » L'anatomie comparative nous permet d'y reconnaître une simple altération de l'anastomose normale qui existe entre les racines internes des nervures foliolaires et le faisceau latéral.

La nouvelle complication que cette modification introduit dans l'aspect des coupes transversales est donc une simple conséquence de l'allongement des entre-nœuds et de l'entraînement des faisceaux. Elle n'a par conséquent qu'une importance accessoire au point de vue de l'anatomie générale du membre et n'a pas une bien grande valeur pour déceler les liens de parenté des espèces qui en sont pourvues. L'entre-nœud inférieur est constamment privé de ces faisceaux longitudinaux, et il ne pouvait en être autrement, d'après l'explication qui vient d'en être donnée.

Même disposition chez l'*Astragalus falcatus* et chez un grand nombre de vraies Galégées.

K. *Trace limbaire dans le pétiole.* — De même que la limite entre le rachis et la gaîne s'obscurcit souvent jusqu'à disparaître, ainsi la limite entre le rachis et le limbe s'efface dans les feuilles simples atténuées en pétiole comme celles des *Scorpiurus* (fig. 237). Dans toute la région inférieure correspondant au rachis, il y a trois faisceaux principaux. Entre eux on voit des nervures plus fines, détachées sans ordre du médian et des latéraux, ramifiées et anastomosées en un réseau irrégulier. C'est une extension de la structure limbaire au pétiole lui-même jusqu'au voisinage de l'anastomose supra-vaginale. Ces faisceaux exceptionnels peuvent être décrits comme une trace limbaire.

L. *Faisceaux nodaux.* — M. Trécul a signalé des anastomoses, passant d'un latéral à l'autre sur la face ventrale des nœuds foliolaires du *Galega officinalis*. Cette formation existe aussi chez les *Robinia*. Je ne l'ai pas rencontrée chez les Lotées, les Coronillées, ni chez les Trifoliées, sauf chez les Mélilots. Chez le *Melilo-*

tus officinalis, plusieurs vaisseaux détachés du latéral, au point d'où se sépare le rameau foliolaire, se dirigent en dedans presque transversalement ; puis, après un coude brusque, reviennent en sens inverse jusqu'à leur point de départ, pour se continuer avec le latéral dans l'entre-nœud suivant. Quelques-uns de ces faisceaux se prolongent en dedans, de façon à constituer un pont ; par exception, dans les feuilles malingres, le pont est incomplet. Au contraire, dans une feuille très robuste, munie de cinq folioles et du rudiment d'une troisième paire indiquée par les faisceaux à la base de la foliole impaire, les deux branches anastomotiques du nœud foliolaire inférieur, cheminant obliquement à partir des latéraux, s'unissaient au milieu en un rameau impair. Celui-ci descendait fort bas dans l'entre-nœud et formait avec ses racines supérieures une sorte d'Y. Au nœud suivant, l'anastomose était exactement transversale et il n'existait aucun pont au nœud rudimentaire supérieur.

M. *Faisceaux accessoires.* — M. Casimir de Candolle[1] nomme *faisceaux accessoires* les cordons isolés du système principal, que l'on rencontre dans l'écorce ou dans la moelle. Ce sont les mêmes qu'il avait appelés d'abord faisceaux détachés[2]. La présence de faisceaux intracorticaux dans le pétiole et dans les nervures constitue en général, d'après ce savant botaniste, un caractère commun aux espèces d'un même genre. M. C. de Candolle indique en outre, avec une grande sagacité, d'où provient la constance relative et, par suite, la valeur taxinomique de ce caractère. Je ne puis résister au désir de reproduire cette remarquable interprétation. « Il va de soi qu'il existe des faisceaux de cette catégorie dans tous les cas où la feuille est munie d'appendices accessoires, tels que stipelles, bords ailés, corps glanduleux, etc. Mais leur présence est surtout digne d'attention dans les feuilles dépourvues de cette sorte d'organes, telles, par exemple, que celles des Corylacées et des Juglandées. Les faisceaux dont il s'agit acquièrent alors l'importance d'*organes rudimentaires.* On pourrait en effet les considérer comme indiquant la présence virtuelle d'appendices

1. Casimir de Candolle, *Anatomie comparée des feuilles* (*loc. cit.*, 1879).
2. Casimir de Candolle, *Théorie de la feuille* (*loc. cit.*, 1868).

qui auraient primitivement existé ou qui seraient en voie de formation. »

Parmi les Papilionacées, les faisceaux accessoires intracorticaux sont fréquents dans les tribus où l'on observe habituellement des feuilles ailées, comme les Viciées, des feuilles stipellées, comme les Sophorées, les Phaséolées, les Desmodiées. Ils sont communs aussi chez des Euhédysarées qui, dépourvues de stipelles, ont néanmoins de nombreux traits de ressemblance avec les Desmodiées, dans les séries de Galégées qui renferment des espèces stipellées. La remarque de M. de Candolle sera très importante à retenir, quand on voudra faire la théorie des stipelles. Je réserve cette étude pour un Mémoire spécial sur le phylum des *Galega*. Pour le moment je me borne à constater que les faisceaux accessoires, aussi bien que les ailes et les stipelles, font défaut au rachis des Lotées, des Coronillées, des Trifoliées et, en général, des plantes les plus étroitement alliées aux *Anthyllis*.

N. *Faisceaux pétiolulaires.* — Les faisceaux du pétiolule se groupent en un arc continu, occupant l'axe, chez toutes les Papilionacées voisines des *Anthyllis*. La nervation de cette région est donc uniforme (fig. 260) : que ses faisceaux se continuent par deux racines, comme dans la plupart des folioles latérales, par une seule, comme dans quelques folioles latérales, par trois comme dans un petit nombre de pétiolules latéraux et dans la plupart des terminaux, ou enfin par cinq comme chez quelques *Lotus* et *Trifolium*.

IV. — Indications phylogéniques.

L'étude de la nervation nous a offert un caractère palingénique d'une grande fidélité chez les types examinés et probablement dans la famille des Papilionacées : c'est l'existence de trois faisceaux primordiaux. Ce caractère est constant dans les feuilles stipulées, sauf le cas de gamophyllie récente offert par les Phaséolées. L'*absence* d'une ou deux stipules s'accompagne du défaut d'un ou des deux faisceaux latéraux ; mais la *disparition* des stipules phylogéniquement préexistantes ou leur réduction à des vestiges infimes chez les Lotées n'a pas entraîné du même pas la

régression des faisceaux des phyllomes correspondants. Ces faisceaux ont donc, au stade hyperpalingénique de l'évolution des stipules atteint par les Papilionacées, une valeur supérieure à celle des stipules elles-mêmes. Ils apportent à la solution du problème de la filiation une donnée aussi instructive que les organes ataviques, au même titre que les faisceaux corticaux dans la théorie de M. Casimir de Candolle.

La nervation stipulaire nous a montré, entre les stipules primaires et les stipules secondaires, une différence dans le rapport des faisceaux avec l'anastomose supra-vaginale.

Les stipules trinerviées des Trifoliées et des Viciées s'opposent nettement aux stipules uninerves des Génistées, des Coronillées et, quand il y a lieu, des Lotées. Mais sur ce point l'anatomie ne nous a rien appris de plus que la constatation directe du mode d'insertion des stipules.

La distribution des faisceaux dans le rachis est liée au développement général du membre dans le phylum considéré. Si l'on trouve des types assez constants chez les Trifoliées et les Lotées, cela tient à la grande uniformité des feuilles. Dans les tribus que nous étudions, ces caractères de structure ne paraissent donc pas importants à relever. Je n'ai garde de généraliser cette conclusion; car, dans les tribus à feuilles inégalement compliquées, comme les Galégées et les Hédysarées, l'étude de la nervation rachidienne promet d'excellents résultats.

M. Casimir de Candolle a déjà remarqué que « l'étude anatomique de la feuille, chez des plantes d'espèces différentes, montre que son développement apparent ne correspond pas nécessairement au degré de complication de sa structure interne ». On peut ajouter, pour les espèces de genres et même de séries très homogènes, ce que le même auteur disait des organes foliacés qui se succèdent sur une même tige : « Leur structure interne, en ce qui concerne leur tissu ligneux, est d'autant plus simple que leur développement apparent est moindre. » En d'autres termes, la course des faisceaux confirme simplement les apparences extérieures.

CHAPITRE VII

LE PARENCHYME

Le parenchyme est avant tout un tissu de remplissage. Il n'a point d'aire propre ; mais il occupe l'espace laissé par les systèmes différenciés. Pourtant certaines portions du parenchyme ont des caractères particuliers liés à des fonctions spéciales, parfois des plus importantes.

Des tissus analogues à la moelle ou à l'écorce sont offerts par les pétioles ; mais ils seront plus avantageusement étudiés dans la tige. La forme de parenchyme la plus propre à la feuille, puisqu'elle caractérise l'organe essentiel de l'assimilation aérienne, c'est le parenchyme chlorophyllien, qui prend son développement le plus complet dans le limbe.

Le parenchyme vert répond à plusieurs types, dont les extrêmes sont bien tranchés : parenchyme centrique ou bifacial, disposition en palissade ou en tissu spongieux, etc. Mais on rencontre tant de termes moyens, tant de formes de passage d'un type à l'autre, que, dans la pratique, il est presque impossible de qualifier d'une façon précise chaque cas particulier. La difficulté est bien plus grande encore, si l'on observe que toutes les feuilles d'un individu ne se ressemblent pas, que deux individus frères, développés spontanément l'un à l'ombre, l'autre au soleil, offrent d'énormes différences. Les expériences de culture exagèrent à tel point la variabilité de ces caractères, qu'on obtient les structures les plus opposées dans les feuilles d'une même espèce. M. Daniel[1] a été

1. Daniel, *Recherches anatomiques et physiologiques sur les bractées de l'involucre des Composées.* (*Annales des sc. natur. Botanique,* 7e série, t. XI, 1890.)

jusqu'à dire : « Il n'y a pas, à proprement parler, de type invariable de structure des feuilles. »

Cette assertion est un peu trop absolue, même si l'on entend par structure des feuilles la structure du seul tissu assimilateur. Il est incontestable que certaines espèces reproduisent plus volontiers un type qu'un autre ; et si, au lieu de s'adresser à des *monstruosités culturales,* incompatibles avec les conditions normales de la vie de l'espèce, on compare les feuilles correspondantes de deux individus développés dans des conditions adéquates et parvenus au même degré d'organisation, on constatera une ressemblance complète. Le caractère apparaîtra comme aussi spécifique que la lobation des feuilles et certaines dispositions de la fleur, qui sont aussi sujettes à des modifications accidentelles.

Souvent, d'ailleurs, l'altération de la forme des palissades est un phénomène assez tardif. M. Oskar Eberth[1] a montré que le parenchyme palissadique est déjà présent dans le bourgeon, sur les deux faces d'une feuille de *Genista procumbens.* Et quand, au cours de la croissance, une insuffisance de transpiration, accompagnée d'une active assimilation, vient troubler le développement, les palissades, tout en se tordant et en se dissociant, n'en gardent pas moins un aspect facile à reconnaître et à ramener à son point de départ.

La forme allongée des cellules à chlorophylle, bien connue dans les assises en palissades, n'est pas toujours une simple adaptation à l'éclairement (fig. 139). Elle est aussi en rapport avec un rôle conducteur. Cette fonction étant utile à connaître pour apprécier les conditions des changements de cette forme, je vais citer un exemple où elle est particulièrement nette.

Dans le limbe de l'*Arachis hypogœa* (fig. 134), les cellules allongées, au lieu de se trouver sous l'épiderme, c'est-à-dire dans les régions où l'action de la lumière atteint son maximum, sont refoulées jusque vers le plan médian de l'épaisseur de la feuille, sous des assises vertes à cellules beaucoup plus courtes. Les fines nervures du limbe sont très voisines de la face dorsale ; elles en sont

1. O. Eberth, *Ueber das Palissadenparenchym.* (*Berichte der deutschen botan. Gesellschaft,* t. VI, 1888.)

séparées seulement par l'assise de grandes cellules exodermiques rameuses et par l'endoderme qui lui est contigu. La travée de grandes cellules aquifères qui, dans les faisceaux moins grêles, relie l'endoderme à l'épiderme ventral, n'est plus représentée que par deux ou trois éléments incolores. Des cellules à chlorophylle occupent tout le reste de la coupe. Elles comprennent une assise de palissades, rayonnant autour du faisceau et insérées sur l'endoderme incolore qui représente les cellules collectrices de Haberlandt. Les supérieures sont dressées, les supéro-latérales sont ascendantes, les latérales sont couchées et portent, à leur extrémité et sur leur face supérieure, deux ou trois palissades dressées et placées sur le même rang que les précédentes. Enfin, les cellules vertes adossées aux éléments latéro-dorsaux de l'endoderme sont moins allongées et se continuent avec le parenchyme spongieux peu développé, qui confine à l'exoderme dorsal aquifère. Les palissades supportent, du côté ventral, deux ou trois assises vertes de plus en plus courtes, l'exoderme ventral, malgré son contenu chlorophyllien, ayant des cellules sensiblement iso-diamétrales.

Chez d'autres Papilionacées, les deux rôles : adaptation à la lumière et conduction, se combinent pour déterminer la forme particulière des cellules allongées. L'*Anthyllis Barba-Jovis* (fig. 135) a les petits faisceaux du limbe entourés d'une assise de cellules aquifères (gaîne parenchymateuse d'Haberlandt), appartenant à l'endoderme et sur laquelle s'appuient, surtout du côté dorsal, de grandes cellules incolores, parfois assez développées pour aller d'un faisceau à l'autre. Certaines cellules de l'une ou l'autre de ces couches, au lieu d'un contenu aqueux, renferment du tanin. Les cellules chlorophylliennes qui aboutissent à cette nappe ou à cette gaîne aquifère sont assez allongées pour simuler des palissades ; elles sont séparées de l'épiderme par une ou deux assises de longueur décroissante. Sur les deux faces, l'exoderme a des cellules presque cubiques. Le parenchyme réellement spongieux est limité à l'espace qui sépare les faisceaux, c'est-à-dire à la couche la plus profonde du limbe.

Dans le limbe de l'*Anthyllis Vulneraria,* la seconde assise corticale est plus allongée sur les deux faces que la première ; celle-

ci est interrompue par de nombreuses chambres gazifères, tandis que les palissades sous-jacentes ne sont séparées que par d'étroits méats.

Une disposition analogue se retrouve chez l'*Anthyllis genistæ*, mais seulement sur les marges (fig. 138). A partir de la gaîne des faisceaux, on y voit des collecteurs presque sphériques, donnant insertion chacun à 3 ou 4 palissades ; celles-ci supportent des cellules un peu plus longues que larges et enfin on trouve l'exoderme à cellules chlorophylliennes courtes, entremêlées de tanifères. Les tanifères s'allongent beaucoup dans le reste du limbe, surtout sur la face ventrale, et ils forment une nappe confluente, dont les interstices livrent passage à des cellules vertes de forme quelconque ; la structure palissadique s'y efface totalement.

Les cellules vertes perdent encore la forme palissadique, quand elles sont protégées par une couche tanifère continue, qui atténue suffisamment la radiation pour rendre superflue la migration des corps chlorophylliens. L'action perturbatrice exercée par l'appareil tanifère sur l'agencement du parenchyme assimilateur est particulièrement frappante chez le *Bonjeanea recta*. Dans les folioles ordinaires (fig. 137), l'exoderme dorsal est entièrement formé de tanifères étoilés. Le système accumulateur tient donc la place d'une des assises de parenchyme spongieux et ses cellules diffèrent des suivantes seulement par leur grande taille. Sur la face ventrale, les tanifères sont isolés ou rapprochés en petits groupes. L'intervalle est occupé par deux assises palissadiques à chlorophylle. Les cellules à tanin ont la même forme que les éléments des palissades ; mais elles sont bien plus larges et bien plus longues, si bien qu'elles plongent jusqu'au niveau des petits faisceaux. L'exoderme ventral des folioles stipulaires (fig. 136) se transforme, comme l'exoderme dorsal, en une nappe tanifère presque ininterrompue, dont les cellules, plus allongées que celles de la face opposée, sont cependant trop larges pour simuler des palissades. Le parenchyme assimilateur palissadique se trouve du même coup supprimé et tout le tissu vert est réduit à deux ou trois rangs de cellules irrégulières circonscrivant de nombreuses lacunes.

La structure particulière du parenchyme, soumise à une criti-

que suffisante, peut entrer dans la caractéristique, soit des espèces, soit de groupes plus étendus. Un même type se reproduit, dans certaines familles, avec une grande constance. Mais tel n'est pas le cas des Papilionacées. Parmi les *Lotus,* par exemple, les feuilles sont bifaciales chez les *L. anthylloides, decumbens, cytisoides,* etc. ; elles sont centriques et bipalissadiques chez les *L. sessilifolius, canescens,* centriques sans palissades chez les *L. edulis, Arabicus, halophilus, pusillus.* Les variétés d'une même espèce diffèrent à cet égard. Le *Lotus corniculatus* type a des palissades sur la face ventrale seulement ; les variétés *villosus* et *crassifolius* n'en ont pas du tout.

Cette grande inconstance dans un genre homogène, jointe à la difficulté pratique d'exprimer les cas intermédiaires, m'a engagé à négliger ces caractères : d'autant plus qu'ils me semblent plus propres à établir des distinctions entre les subdivisions extrêmes (espèces, variétés) qu'à indiquer les enchaînements des grands rameaux du phylum qui nous occupe.

Ce que je dis de la forme des éléments et de la nature homogène ou hétérogène du parenchyme s'applique *a fortiori* à la dimension des cellules et à l'épaisseur du limbe. M. Lesage[1] s'est donné la peine de mesurer l'épaisseur de feuilles recueillies dans des stations différentes et a pu établir mathématiquement que l'on trouvait de l'une à l'autre au moins une différence de quelques millièmes de millimètre.

A. P. de Candolle[2] avait déjà observé que les feuilles deviennent charnues chez le *Lotus corniculatus* qui croît au bord de la mer. Cela n'empêche pas la carnosité de devenir, chez les Crassulacées, une propriété familiale plus constante que l'indépendance des pétales ou la présence de l'albumen.

1. Lesage, *Influence du bord de la mer sur la structure des feuilles.* (Thèse de Paris, 1890.)

2. A. P. de Candolle, *Théorie élémentaire de la botanique,* 2ᵉ édit., p. 112. 1819.

CHAPITRE VIII

L'APPAREIL ACCUMULATEUR[1]

I. — Oxalifères.

A. *Données préliminaires.* — L'appareil oxalifère fournit des caractères importants pour établir la filiation des plantes. Avant que M. Vesque eût trouvé dans leur étude de remarquables données taxinomiques, J. Quekett[2], dès 1846, avait tiré de l'existence des cristaux un argument en faveur du rapprochement des Malvacées et des Géraniacées.

D'un autre côté, c'est un appareil dont l'appréciation exige la plus grande circonspection. On peut en juger d'après les nombreux travaux consacrés, dans ces derniers temps, à élucider l'origine des cristaux. M. Schimper[3] distingue trois sortes d'oxalate de chaux : l'oxalate primaire, l'oxalate secondaire et l'oxalate tertiaire.

L'oxalate primaire, représenté principalement, sinon exclusivement, par les raphides, offre un intérêt exceptionnel, puisqu'il se montre dès le début de la croissance et indépendamment des influences extérieures. Mais cette catégorie fait défaut dans le groupe dont je m'occupe.

L'oxalate tertiaire n'a, par contre, qu'une valeur négligeable, puisque sa formation est un phénomène critique, préludant à la mort de l'organe où il se dépose. Encore faut-il être prévenu de

1. Pour la définition de l'*appareil « accumulateur »*, voyez p. 146.

2. J. Quekett, *On the regular Arrangement of crystals in certain organs of plants.* (*The Annals and Magazine of nat. Hist.*, août 1846.)

3. A. F. W. Schimper, *Ueber Kalkoxalatbildung in den Laubblättern.* (*Botanische Zeitung*, t. XLVI, 1888, n[os] 5 à 10.)

son mode de naissance, pour éviter de le confondre avec l'oxalate secondaire. C'est apparemment cette distinction que M. Alberto Alberti[1] avait négligé de faire, à propos de l'augmentation de l'oxalate qui continue à se produire dans les feuilles de Rosacées et de Légumineuses périssant en plein été et jaunissant pour une cause ou pour une autre.

L'oxalate secondaire seul nous arrêtera. Nous en distrairons le sel transitoire qui, d'après M. Schimper, se montre à certaines époques (en mai chez le *Symphoricarpus*) au sein des cellules vertes, avant d'émigrer vers ses réservoirs. Nous n'avons pas à nous préoccuper de la forme de transport que revêt l'oxalate, si c'est réellement le même sel qui se montre successivement dans les cellules assimilatrices et dans les idioblastes avoisinant les faisceaux, ni à trancher la question de savoir si ce n'est pas plus habituellement l'oxalate de potasse qui représente les matériaux cristalligènes dans le parenchyme, conformément à l'opinion de M. Acqua[2]. Il nous suffit de savoir qu'on a rencontré des cristaux dans des cellules non spécialisées comme réservoirs oxalifères et de convenir de ne pas les compter au nombre des organes différenciés qui peuvent seuls servir de base à nos comparaisons.

L'oxalate secondaire proprement dit n'apparaît, d'après M. A. Schimper, que sous l'action combinée de plusieurs facteurs. D'une part, il est sous la dépendance de la chlorophylle, de la lumière et de la transpiration, non de l'assimilation ; d'autre part, il suppose l'apport de certains sels calcaires, tels que nitrates, sulfates, phosphates, au contact d'oxalates solubles, produits de désassimilation.

Toute modification dans le fonctionnement de la chlorophylle retentit sur le développement du sel. La suppression de l'action chlorophyllienne par défaut, soit des radiations utiles, soit du pigment vert lui-même (par exemple dans les portions incolores des feuilles panachées) en entrave la formation.

Une altération du milieu nutritif agit dans le même sens.

1. Alberto Alberti, *L'Ossalato di calcio nelle foglie.* (*Boll. della Soc. ital. dei microscopisti.* Anno I, vol. I, fasc. 1-2.)

2. C. Acqua, *Nuova Contribuzione allo studio dei cristalli di ossalato di calcio nelle piante.* (*Malpighia,* vol. III, 1889.)

M. Schimper conclut de ses expériences que le carbonate de chaux n'est pas une source d'oxalate. Cela explique pourquoi les espèces riches en cristaux se rencontrent aussi bien dans les sols siliceux que dans les terrains calcaires. Si des espèces dépourvues de cristaux, comme le *Sarothamnus scoparius,* sont aussi franchement calcifuges que des espèces très riches en oxalate, comme la Vulnéraire, sont amies du calcaire, on peut, en revanche, citer des Astragales, des Cytises, croissant toujours sans cristaux sur les sols calcaires, des *Ornithopus* silicicoles munis d'oxalate de chaux.

On ne doit pas perdre de vue que, même dans les conditions les plus favorables, l'oxalate secondaire n'apparaît qu'à un certain âge. Ainsi dans l'endoderme de diverses Trifoliées, les cellules oxalifères très différenciées étaient, au début, bourrées d'amidon.

Connaissant les causes qui agissent sur la présence, l'absence, la proportion d'oxalate de chaux chez les représentants d'une même espèce, nous pouvons en toute sûreté comparer les modifications que présente d'une plante à l'autre l'appareil cristallin, pourvu que nous choisissions des sujets développés dans des conditions normales et des organes parvenus à l'état adulte, mais pas encore sur le point de mourir. Les variations accidentelles ou expérimentales du système oxalifère ne sauraient infirmer la valeur taxinomique de ses caractères. Les faits positifs sont toujours d'une interprétation facile ; les résultats négatifs s'éclairent suffisamment par l'anatomie comparée, car dans certaines séries l'absence de cristaux est constante ; dans d'autres elle n'existe qu'à l'état d'accident individuel et s'efface devant un examen plus complet.

J'étudierai les cellules dans lesquelles les cristaux s'accumulent, ou *oxalifères,* au point de vue de l'anatomie, de l'histologie, de la cristallographie.

B. *Anatomie générale.* — Les cellules oxalifères se rencontrent dans toutes les régions de la feuille et peuvent se développer aux dépens de cellules quelconques, pourvu que celles-ci ne soient pas hautement différenciées en vue d'une fonction spéciale.

Dans l'épiderme, les cristaux manquent aux cellules stomatiques,

aux poils, aux cellules aquifères. Ils abondent dans les niveaux où le mésophylle peut se passer de la protection habituelle de la nappe aqueuse : c'est le cas pour la face ventrale du tube calicinal. Les cristaux sont fréquents dans cette région chez bien des espèces où l'épiderme des feuilles ordinaires, celui de la face dorsale du tube calicinal et des deux faces des dents en sont privés. Ces cristaux du calice acquièrent une très haute valeur pour caractériser les Lotées et les Coronillées, tandis qu'on n'en trouve que par exception dans l'épiderme de la gaîne foliaire, chez les *Lotus Creticus* et *commutatus*. Encore sont-ils limités à la face ventrale de la base de cette région, c'est-à-dire à un niveau où l'épiderme a des connexions analogues à celles du tube calicinal. Chez les *Arachis* (fig. 134), *Stylosanthes* (fig. 140-142), *Petalostemon*, etc., les oxalifères épidermiques épaississent beaucoup leur paroi profonde de manière à ne laisser aucune interruption dans l'enveloppe protectrice. En outre, l'exoderme, allongeant ses cellules et perdant son rôle assimilateur, supplée, au-dessous des oxalifères, l'épiderme dans ses fonctions de réservoir d'eau.

Dans les faisceaux, les cristaux font défaut aux vaisseaux, aux trachéides, aux tubes criblés et à leurs cellules-compagnes, aux fibres du liber et du péricycle et aux tubes à tanin. Dans une même feuille, les cristaux abondent dans le péricycle aux niveaux où cette zone garde des parois minces ; ils disparaissent là où l'organisation des fibres atteint un plus haut degré. Les fines nervures, réduites aux éléments conducteurs essentiels, sont exemptes d'oxalate et les cristaux passent du péricycle dans l'endoderme. Vers les terminaisons, l'endoderme lui-même devient un passage pour les substances qui circulent entre le tissu assimilateur et les éléments conducteurs ; les cristaux sont alors refoulés dans une assise plus extérieure.

Aussi les cristaux manquent-ils presque constamment au bois ; ils n'y sont guère représentés que dans les cellules molles qui revêtent la face interne du cordon vasculaire. Ils sont fréquents dans la région libérienne et y sont relégués dans les rayons intercalés aux îlots cribreux ou dans le parenchyme qui les revêt. Dans les cas exceptionnels où le liber secondaire se forme dans les faisceaux de la feuille, comme on l'observe dans la gaîne de l'*Anthyllis*

Vulneraria, dans le rachis du *Wistaria Sinensis,* les cristaux y sont intercalés aux îlots cribreux et se poursuivent jusque dans le cambium. Ils abondent dans le péricycle, mais le plus souvent ils se localisent aux confins de cette zone, soit en dehors, soit sur les flancs, soit au contact du liber.

Dans l'écorce et dans la moelle, ils sont exclus des cellules à tanin. C'est d'ailleurs un fait général déjà signalé par Sanio en 1863. Ils manquent aux cellules à chlorophylle, tout en occupant des éléments de forme analogue aux palissades et au parenchyme spongieux auxquels ils sont entremêlés. Les cristaux s'observent aussi dans les arcs issus du cambium et forment alors un système continu avec celui du liber et du péricycle. Ils sont également nombreux dans le tissu homologue du précédent, qui enveloppe les faces latéro-ventrales des faisceaux de la gaîne. De toutes les parties du tissu fondamental, l'endoderme et l'exoderme sont celles où les cristaux forment les systèmes les mieux définis. Le liège organisé sous l'épiderme ventral des gaînes foliaires est riche en cristaux.

Les cristaux s'accumulent de préférence dans les éléments qui n'ont pas ou qui n'ont plus un rôle bien actif à jouer, tels que les assises protectrices ou les couches de remplissage. Quand ils ont atteint, au cours de l'évolution phylogénique, des régions de ce genre, ils tendent à s'y maintenir. Cependant, au début de l'évolution de l'appareil, ils se déposent près des cellules assimilatrices dans le parenchyme vert. Leurs principes formateurs, circulant dans les faisceaux, se fixent dans les cellules indifférentes qui confinent aux canaux conducteurs, c'est-à-dire dans le parenchyme ou les rayons du liber. Les cristaux disséminés dans l'écorce et les cristaux du liber sont les termes inférieurs de la série. La spécialisation du système cortical aboutit au déblayage du tissu assimilateur et les deux zones limites, endoderme et exoderme, se différencient en réservoirs à cristaux. Leur localisation dans l'épiderme, exigeant des conditions spéciales et entraînant une certaine complication morphologique, est un terme encore plus élevé. L'accumulation des cristaux dans le péricycle est un cas dérivé de la localisation libérienne.

Sur le trajet des faisceaux, les échanges latéraux entre les cor-

dons conducteurs et le tissu assimilateur sont très limités; les cristaux endodermiques proviennent plutôt des principes cristalligènes de l'écorce que de ceux du système desmique. Chez certaines plantes, les cristaux commencent seulement à se déposer dans l'endoderme, quand la perméabilité du péricycle diminue et entrave la migration des matériaux cristalligènes vers les éléments conducteurs. Ainsi, chez les Trifoliées, la gaîne fibreuse des faisceaux se forme de haut en bas; les cristaux se déposent à sa surface et progressent régulièrement avec elle.

Les diverses feuilles d'une même plante ne sont pas également riches en oxalate de chaux. J. Quekett a montré que les sépales sont les organes où les cristaux se rencontrent le plus communément. Mes observations sur les Papilionacées confirment cette règle. On s'explique aisément qu'il en soit ainsi. Les recherches de M. Bonnier et de ses élèves ont établi que les phénomènes d'oxydation atteignent leur maximum dans la fleur; comme, d'autre part, les cellules du calice n'ont qu'une activité restreinte et relativement éphémère, les produits de désassimilation formés en abondance s'y accumulent plus volontiers que dans les feuilles où l'assimilation se prolonge.

Les bractées contiennent plus de cristaux que les feuilles ordinaires.

Les stipules, qui ont tant d'analogie avec les sépales, dans leurs caractères morphologiques, sont aussi d'une richesse exceptionnelle en oxalate. Le limbe en contient plus que le rachis, malgré quelques exceptions, et les pétiolules organisés en renflements moteurs sont les parties dans lesquelles l'accumulation des cristaux est la moins répandue. Les cristaux des pétiolules sont inconstants dans un seul genre. La plupart des *Lotus* en sont privés; pourtant ils existent dans l'écorce des *Lotus Arabicus, nummularius, peregrinus* où ils sont, pour la plupart, orientés transversalement. Chez cette dernière espèce, on trouve en même temps de fines aiguilles libériennes longitudinales. Les cristaux des faisceaux persistent seuls dans le pétiolule des *Lotus glaucus, Michauxianus, commutatus, Gebelia, decumbens*. Ils sont réduits à une trace du système limbaire, reléguée au sommet du pétiolule chez les *Lotus angustissimus, Lancerottensis,* à une double trace

des cristaux desmiques du limbe et du rachis au sommet et à la base du pétiolule du *Lotus lanuginosus*. Les oxalifères des pétiolules sont encore abondants dans le liber du *Bonjeanea recta*, dans l'écorce des *Anthyllis sericea, A. montana, Physanthyllis, Dorycnium suffruticosum, Coronilla Emerus*. On en voit aussi dans les renflements moteurs rachidiens des *Robinia, Lablab, Smithia*, etc., mais non dans le pétiolule du *Smithia sensitiva*. Le péricycle et la moelle fort réduite de cette partie de la feuille en ont fort rarement; l'écorce n'en contient beaucoup que par exception (*Indigofera*). Dans certains pétiolules où l'écorce contient un taux élevé d'oxalate, les cristaux sont beaucoup plus nombreux dans la moitié dorsale que dans la moitié ventrale (*Lablab vulgaris*).

Ces remarques expliquent à quelle fausse appréciation on est conduit, quand on ne veut examiner qu'une partie de la feuille comme le pétiole et même qu'une région du pétiole choisie arbitrairement. C'est en procédant de cette manière que M. Petit est arrivé à placer les Lotées dans la catégorie des plantes dépourvues de cristaux, tandis que la présence de ces dépôts est en réalité constante dans les feuilles de cette tribu et presque toujours facile à vérifier, même dans le rachis. Il est vrai qu'on a de la peine à se faire une idée exacte de l'opinion de M. Petit. Par exemple, il nous dit (p. 69) : « Je n'ai pas rencontré de cristaux dans... une partie des Trifoliées (*Medicago, Melilotus*). Ils existent au contraire à l'état isolé dans une partie des Trifoliées (*Trifolium*). » Quelques pages plus haut, dans la description des espèces, nous trouvons, à propos du *Medicago lupulina* : « des cristaux isolés dans le parenchyme cortical » et, à propos du *Medicago arborea* : « cristaux isolés, généralement placés dans les cellules du parenchyme cortical ». Malgré cela, la *caractéristique* confond les Trifoliées et les Génistées par l'absence habituelle de cristaux (p. 180). Que devons-nous penser d'une telle caractéristique?

C. *Anatomie comparée*. — α. *Absence de cristaux*. — Nous venons de voir quelles sont les cellules aptes à se différencier en oxalifères, quelles régions, quelles feuilles sont plus particulièrement prédisposées à renfermer de tels éléments. Cette tendance est très inégalement réalisée chez les diverses Papilionacées.

En compensation, cette inconstance même offre d'excellentes indications sur la filiation des Papilionacées.

Des séries étendues sont caractérisées par un défaut absolu de cristaux. Cette absence est, d'après M. Borodin[1], une propriété générale de la tribu des Génistées. Je n'ai relevé aucune exception à cette règle, bien que mes observations se soient étendues aux feuilles et aux calices, non seulement des Génistées typiques, telles que *Genista, Sarothamnus, Spartium, Cytisus, Aspalathus,* mais aussi de certains genres critiques.

L'*Erinacea pungens* s'éloigne des *Anthyllis* vrais par l'absence de cristaux. Les *Lupinus* concordent bien à cet égard avec les Génistées. L'absence des cristaux chez le *Cyamopsis psoraloides,* d'accord avec la monadelphie, confirme la parenté indiquée par de Candolle entre ce genre et les Lupins. Mais ses étroits rapports avec les *Indigofera* ne permettent d'y voir qu'un descendant assez éloigné des Génistées. La feuille primordiale est unifoliolée, d'après de Candolle; à cet égard, elle ne diffère pas des feuilles adultes. En tous cas, le manque de cristaux est une des nombreuses particularités qui opposent la feuille des *Cyamopsis* à celle des *Dolichos, Canavalia, Psoralea.*

L'*Heylandia latebrosa* est conforme aux Génistées et c'est avec raison que de Candolle a contesté ses rapports, admis par Linné, avec les *Hedysarum.* Les *Hallia,* considérés dans le Prodrome comme ses plus proches parents, s'éloignent des Génistées par toute la structure de la feuille. La comparaison des *Heylandia* avec les *Ononis,* également suggérée par de Candolle, est, au contraire, parfaitement soutenable, si l'on songe que l'auteur du Prodrome comprenait sous ce nom la section *Lotononis,* qui a été avec raison élevée à la dignité générique et rangée parmi les Génistées.

Le *Pleiospora cajanifolia,* les *Lotononis decumbens, Maroccana, lupinifolia* sont sans cristaux. Les vrais *Ononis* sont très riches en oxalate de chaux. Le *Lotononis anthylloides* D. C. offre aussi la structure des Génistées; c'est donc à tort que Burmann l'avait nommé *Anthyllis ononides,* Sieber *Psoralea herbacea.* Au

1. BORODIN, *loc. cit.*, 1884.

contraire, le *Lotononis villosa* Th. non Pomel présente, outre les cristaux, diverses particularités qui le rapprochent des *Psoralea*.

L'absence de cristaux, malgré la circonspection que réclame toujours l'appréciation d'un caractère négatif est donc, dans cette tribu, un caractère précieux et qui, à lui seul, donne des indications valant celles de la fleur pour classer les espèces critiques. Une exception a pourtant été signalée. « Les cristaux d'oxalate de chaux, dit M. Maury[1], abondent dans tout le parenchyme de la feuille du *Genista Saharæ.* » Je dois dire que je n'ai pas réussi à découvrir un seul cristal ni dans la feuille, ni dans les sépales d'un exemplaire provenant du Sud-Oranais. Jusqu'à plus ample informé on est autorisé à dire que l'évolution de l'appareil oxalifère n'a pas encore débuté chez les Génistées.

La présence des cristaux est, au contraire, générale chez les Lotées, chez les Coronillées et, autant que j'en ai pu juger, chez les Viciées, les Phaséolées. Parmi les Trifoliées, le *Parochetus communis* m'en a seul paru privé. C'est d'ailleurs un type exceptionnel dans la tribu, le seul aussi qui possède un appareil à tanin bien différencié.

Parmi les Hédysarées, je n'ai pas pu trouver de cristaux chez les *Zornia thymifolia, Z. reticulata, Z. glochidiata,* ni chez le *Myriadenus tetraphyllus*. Je n'ai pas réussi davantage avec l'*Adesmia muricata,* bien que j'aie étudié le calice de toutes ces plantes. Chez l'*Adesmia balsamica* seulement, j'en ai rencontré de très rares dans l'assise scléreuse externe du péricycle de la tige. On peut supposer que, pour ces espèces, l'extrême développement des autres systèmes sécréteurs a entraîné la disparition de l'appareil oxalifère; car les vestiges laissés par cet appareil chez l'*Adesmia balsamica* et son développement dans les genres voisins indiquent plutôt une régression qu'une absence essentielle.

Les Galégées se comportent tout autrement. Tandis que la plupart des espèces ont un système oxalifère bien développé, quelques genres, concordant d'une façon complète avec les Génistées par la structure foliaire, sont privés de cristaux. Ce sont les *Astragalus, Phaca, Oxytropis, Biserrula, Colutea*. M. Borodin

1. MAURY, *loc. cit.*

avait déjà signalé ce caractère chez la plupart de ces genres et j'ai étendu mes observations à de nombreuses espèces, avec le même résultat négatif. C'est bien aux *Astragalus* que se rattachent, à cet égard, les *Astragalus armatus* Willd. et *Fontanesii* Coss. et Dur. et non aux *Anthyllis*. Les deux espèces rangées par Royle dans la section *Podolotus* diffèrent totalement l'une de l'autre : l'*Astragalus lotoides* est privé de cristaux; l'*A. hosackioides*, qui en possède, a tous les autres caractères des Coronillées. Il était intéressant de chercher si les *Astragalus* de la section *Chronopodium* avaient des caractères de structure communs avec les Lotées et les Sophorées, puisque de Candolle les considère comme formant le trait d'union entre ces deux tribus. Mais, contrairement aux Lotées et aux *Sophora*, ils sont dépourvus de cristaux. Le *Sophora alopecuroides* L., il est vrai, ne contient pas d'oxalate de chaux; mais il diffère totalement des *Sophora* vrais, et l'anatomie foliaire rend évidente l'affinité avec les Astragales, que de Candolle avait soupçonnée d'après une vague indication de diadelphie. Il faudra donc élever à la dignité générique la section *Pseudosophora*, dont il est l'unique représentant et le transférer dans les Astragalées. Les *Ammodendron* au contraire sont bien placés parmi les Sophorées par Bentham et Hooker. De Candolle hésitait à les rattacher aux Sophorées ou aux Astragales tragacanthes. Ils n'ont rien de commun avec ces derniers et guère plus avec les *Halimodendron*.

β. *Oxalifères desmiques*. — En dehors des Génistées et du rameau *Astragalus* des Galégées, les cristaux existent, à quelques exceptions près, dans le phylum provisoire des *Anthyllis*. Leur répartition et leurs proportions dans les diverses régions établissent d'importantes différences entre les plantes.

Les cristaux libériens n'ont été observés chez aucune Trifoliée, y compris les *Ononis*. A part cette tribu, les Papilionacées présentent une assez grande inconstance : l'oxalate du liber atteint sa plus grande fixité chez les *Anthyllis* et leurs proches parents. Il existe en effet chez les *A. Barba-Jovis, sericea, Henoniana, podocephala, polycephala, Tejedensis, montana, Vulneraria* et ses variétés, dans les représentants de la section *Aspalathoides*, qui s'éloigne absolument, par la structure, du genre *Aspalathus*. Ces représentants sont les *Anthyllis cytisoides, genistæ, Hermanniæ*.

Je ne les ai cherchés vainement chez aucun *Anthyllis*, sauf ceux de la section *Cornicina*. Je n'en ai pas vu dans le liber des *A. lotoides* et *Cornicina*; ils étaient très rares dans celui de l'*A. hamosa*. Ils se retrouvent chez l'*A. Chilensis*, le *Cytisopsis dorycniifolia*, le *Physanthyllis tetraphylla*, les *Dorycnopsis Gerardi* et *onobrychoides*.

L'*Hymenocarpus circinnatus* est sujet à des variations individuelles. Je n'ai pas trouvé de cristaux dans le liber d'un exemplaire provenant de Smyrne, tandis qu'il y en avait dans le rachis et le limbe d'un pied recueilli à Constantinople, ainsi que chez les *Hymenocarpus nummularius*, *Bonjeanea recta*, *Dorycnium suffruticosum*, *Tetragonolobus siliquosus*, *T. purpureus*, *Lotus ornithopodioides*, *L. villosus*, *L. Wrangelianus*, *L. leucanthus*, *L. Ægeus*, *L. tetraphyllus*, où ils se retrouvent même dans la nervure médiane du limbe. Le *Lotus glaucus* et le plus grand nombre de ses congénères en sont privés. Les cristaux libériens existent chez les *Hosackia glabra*, *H. argophylla*, *H. crassifolia*, *Bonaveria Securidaca*, *Podostemma hosackioides*, *Hippocrepis comosa*, *Coronilla varia*, *C. Emerus*, *C. minima*, *C. coronata*, *C. scorpioides*, *Scorpiurus vermiculata*, *Hammatolobium lotoides*, *Ludovicia Kremeriana*. Le système oxalifère est très réduit dans la feuille des *Ornithopus ebracteatus*, *compressus*, *perpusillus* et je n'y ai pas observé de cristaux libériens.

Très répandus, on le voit, chez les Lotées et les Coronillées, les cristaux de la région libérienne se sont conservés chez d'autres Hédysarées : *Hedysarum Sibiricum*, *Desmodium Canadense*, *Alagi camelorum*, *Lotopsora villosa*. Je les ai cherchés sans résultat dans le liber des *Hallia*, *Arachis*, *Æschynomene*, *Stylosanthes*, *Sœmmeringia*, *Amicia*, *Smithia*. Les *Ebenus* en sont aussi privés; mais ce ne sont pas des Hédysarées typiques. Il en existe dans le liber du *Psoralea bituminosa* et aussi chez beaucoup de Phaséolées : *Lablab*, *Apios*, *Soja*, *Erythrina*; rarement chez les Viciées : *Lathyrus Aphaca*, mais non chez plusieurs *Orobus*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Cicer*, etc. Ils sont plus variables encore chez les Galégées. Je les ai vus chez les *Glycyrrhiza*, *Indigofera*, *Wistaria*, *Requienia*.

Le système cristallifère du péricycle suit l'évolution de celui du

liber. Moins répandu que ce dernier, il n'en est qu'une modification, sauf peut-être le cas où, localisé dans l'assise extérieure en dehors des fibres, il provient d'une simple transgression du système cortical. Cette supposition est d'autant mieux fondée que le système péricyclique des gros faisceaux est remplacé plus haut par les cristaux de l'endoderme. Il n'est même pas toujours facile de décider si telle cellule cristalligène appartient à l'endoderme ou au péricycle.

Le péricycle est absolument privé d'oxalate de chaux chez les Trifoliées : ces plantes ne possèdent donc aucun cristal dans les faisceaux. Il en est de même chez les Viciées où, même chez les espèces munies de cristaux libériens, le péricycle en est privé.

Chez quelques espèces, le péricycle ne renferme de cristaux que dans la partie profonde au contact du liber, ou sur les flancs des arcs libériens. Ce système mérite à peine d'être distingué de celui du liber, quand les cristaux ne se retrouvent pas, comme chez la Vulnéraire, dans des assises plus autonomes du péricycle. Dans cette catégorie inférieure rentrent les *Tetragonolobus*, *Bonjeanea*.

Les *Anthyllis* sont encore un genre privilégié. Les cristaux du péricycle ont été constatés chez les *A. Barba-Jovis*, *sericea*, *Henoniana*, *Tejedensis*, *Vulneraria*, *maritima*, *cytisoides*, *genistæ*, *Hermanniæ*, *Physanthyllis tetraphylla*. Leur exclusion du péricycle du *Dorycnopsis Gerardi* coïncide avec leur grande puissance dans le liber. Ils existent chez les *Anthyllis Chilensis*, *Cytisopsis dorycniifolia*, *Helminthocarpum Abyssinicum*, *Dorycnium suffruticosum*, plusieurs *Lotus*, *Hosackia glabra*, *H. crassifolia*, *H. argophylla*. Ceux de l'*Hosackia glabra* occupent, non seulement l'assise contiguë à l'endoderme, mais aussi le voisinage du liber, sans pénétrer pourtant dans la région libérienne proprement dite.

Je n'ai pas vu de cristaux péricycliques chez les Coronillées, sauf pourtant chez les *Ludovicia* et *Hammatolobium lotoides*. Chez cette dernière espèce, ils se logent même à toutes les profondeurs entre les fibres non lignifiées du limbe et au-dessous d'elles. Dans la tige, dont le péricycle devient scléreux dans sa portion externe, les cristaux sont refoulés dans les couches du péricycle les plus voisines du liber.

Les cristaux sont assez répandus dans le péricycle des vraies Hédysarées. C'est précisément dans cette région que la tige de l'*Adesmia balsamica* m'en a offert. Ceux du *Stylosanthes cerrii-folia* et du *Lotopsora villosa* (fig. 143) existent tout autour du massif fibreux et même entre les fibres profondes. On en trouve aussi dans cette dernière situation chez l'*Alagi camelorum*. Dans le rachis du *Psoralea bituminosa*, les oxalifères se logent çà et là à toutes les profondeurs de l'arc scléreux. On en trouve, mais presque exclusivement au voisinage de l'endoderme oxalifère, chez les *Hallia alata, Æschynomene viscosa, Arachis hypogœa, Ebenus laguroides* et chez des Phaséolées : *Lablab, Apios, Soja, Erythrina,* chez quelques Galégées, telles que l'*Halimodendron argenteum,* qui n'en a pas dans le liber.

Chez quelques espèces, les cristaux se trouvent aussi dans l'arc de cellules spéciales représentant le péridesme sur la face ventrale des faisceaux. Ils peuvent s'y différencier tout d'abord ou à l'exclusion du péricycle, comme c'est le cas pour le *Bonjeanea recta* qui a son endoderme amylacé et son péricycle scléreux. Ils existent même dans la nervure médiane du *Psoralea bituminosa,* où le système oxalifère de l'endoderme dorsal est très réduit. L'*Ebenus laguroides* en renferme aussi dans l'assise fibreuse superficielle, parfois dans la deuxième. Chez le *Lotopsora villosa,* les oxalifères de l'arc fibreux interne, comme ceux de l'arc péricyclique externe, font partie de l'assise superficielle, dont les membranes, épaissies en fer à cheval, sont dépourvues de la couche d'épaississement cellulosique.

L'évolution des oxalifères péridesmiques ne s'est pas élevée haut et n'a pas fourni de caractères d'une grande fixité, par le fait même que les progrès du péricycle, aboutissant à une sclérose générale, s'opposaient au maintien du système ébauché dans des espèces moins élevées. Elle n'en offre pas moins un certain intérêt, car si aucune série un peu étendue ne présente de la constance dans sa disposition, en revanche des tribus entières lui sont restées étrangères. C'est ainsi qu'elle fournit sur les rapports des Trifoliées avec les Viciées, sur leurs différences à l'égard des *Anthyllis,* un caractère négatif appréciable.

D'autre part, le système péricyclique représente un terme moyen

entre la disposition intralibérienne et la disposition endodermique des cristaux accompagnant les faisceaux et ménage une transition vers la catégorie suivante.

γ. *Oxalifères fondamentaux.* — Le tissu fondamental du rachis est parfois divisé en écorce et en moelle. Malgré la cénogénie de cette séparation, la moelle de la feuille ressemble beaucoup par son organisation à la moelle de la tige. Elle possède des oxalifères chez les *Apios, Lablab, Soja, Hedysarum, Desmodium, Stylosanthes, Wistaria,* etc. Cette particularité se retrouve dans la moelle de beaucoup de tiges : *Anthyllis cytisoides, A. Vulneraria, A. Chilensis, Bonjeana recta, Tetragonolobus siliquosus, Lotus glaucus, L. peliorhynchus, Scorpiurus vermiculata, Coronilla varia, C. coronata, Ludovicia Kremeriana, Podostemma hosackioides, Wistaria Sinensis, Halimodendron argenteum, Trifolium Lupinaster, Melilotus alba, Ononis spinosa, Orobus niger, Lathyrus cirrhosus, Vicia dumetorum, Onobrychis, Hedysarum, Desmodium, Lablab, Hallia, Psoralea, Lotopsora villosa,* etc.

L'importance de ce système médullaire dans la feuille est très effacée par celle des systèmes corticaux. Les cristaux sont disséminés dans l'écorce des *Anthyllis* et de bien d'autres genres. Ils deviennent surtout intéressants par leur tendance à se localiser et à former des systèmes bien définis dans l'exoderme et dans l'endoderme.

Acheminement vers la localisation exodermique. — La localisation des cristaux dans l'exoderme a subi une évolution lente. Elle s'est réalisée pleinement chez les Trifoliées, conjointement avec la localisation endodermique, au point de devenir un caractère palingénique pour les stipules et la gaîne. Mais dans d'autres groupes elle s'est montrée fréquemment à l'état d'ébauches imparfaites et variant d'une espèce à l'autre. Les cristaux prédominent dans l'exoderme ventral, surtout dans la gaîne, à un moindre degré dans le reste du rachis, parfois dans le limbe, chez les *Anthyllis sericea, Vulneraria* (y compris les var. *Allionii* et *maritima*), *genistæ, Hermanniæ, podocephala, montana, Cornicina, hamosa.* Ils se trouvent en outre, quoique en moins grande proportion, dans l'exoderme dorsal de la gaîne chez l'*Anthyllis Barba-Jovis.* Des espèces voisines des précédentes ne

présentent aucune localisation, par exemple le *Physanthyllis tetraphylla*. Parfois même les cristaux sont moins nombreux dans l'exoderme que dans le reste de l'écorce (*Anthyllis Henoniana*). Cette exclusion relative s'explique, chez l'*Anthyllis Chilensis*, le *Cytisopsis dorycniifolia*, par le développement considérable du tanin sous l'épiderme. Chez l'*Anthyllis cytisoides*, dont l'exoderme est totalement envahi par le tanin, les cristaux en sont absolument bannis. C'est aussi au contact de l'épiderme ventral que j'ai observé de rares cristaux dans le limbe de l'*Hymenocarpus nummularius;* mais si l'appareil était plus développé, rien ne prouve qu'il ne s'étendrait pas aux couches plus profondes.

La localisation exodermique s'accentue dans toutes les parties de la feuille chez les *Bonaveria, Scorpiurus, Ludovicia,* et à un moindre degré chez les *Hammatolobium*.

Les *Coronilla* offrent plusieurs stades de cette fixation. A la disposition indifférente des *C. Emerus, C. varia* se substitue, chez les *C. minima* et *C. coronata,* un système de cellules oxalifères très nombreuses sous l'épiderme dorsal de la gaîne et des stipules (fig. 151-154) et, à un moindre degré, sous l'épiderme ventral. Le système dorsal se continue dans la tige. Dans le limbe, les cristaux sont très nombreux dans l'exoderme des marges. Ils se propagent à l'exoderme du reste du limbe chez le *C. scorpioides,* tout en se maintenant, dans les autres parties de la feuille, comme chez le *C. minima*.

Chez les vraies Hédysarées et les Phaséolées, la localisation exodermique des cristaux n'a pas atteint le même degré d'importance, car elle ne se montre guère que comme une transition vers l'accumulation des cristaux dans l'épiderme, où un système beaucoup mieux défini représente le plus haut point de spécialisation de l'appareil oxalifère extérieur aux faisceaux.

Acheminement vers la localisation endodermique. — Les cristaux les plus internes, dans les feuilles où le tissu fondamental est fortement oxalifère, arrivent jusqu'au contact des faisceaux, sans constituer pour cela un système endodermique indépendant. Chez l'*Anthyllis podocephala,* les cristaux de cette région restent généralement perpendiculaires au péricycle au lieu de coucher

leur grand axe dans le plan tangent, comme c'est le cas habituel pour les cristaux endodermiques. Chez le *Podostemma hosackioides*, les cristaux s'accumulent en majorité dans l'endoderme; mais les assises voisines n'en sont pas absolument exemptes.

Dans le limbe des Hédysarées, le mésophylle est assez souvent partagé en compartiments par des travées de cellules à contenu aqueux intimement soudées entre elles. Ces travées s'étendent des faisceaux même les plus fins à l'épiderme ventral et souvent aussi à l'épiderme dorsal. Dans les grosses nervures, elles sont en grande partie constituées par les cordons fibreux qui appartiennent au péricycle des faisceaux et s'avancent jusqu'au voisinage de l'épiderme chez les *Amicia, Stylosanthes, Lotopsora villosa, Arachis hypogœa.* Chez d'autres espèces et dans les fines nervures des genres précités, plusieurs assises incolores à parois minces sont interposées entre le péricycle et l'épiderme.

Chez l'*Arachis hypogœa,* les cristaux sont nombreux dans des cellules allongées, interposées aux éléments assimilateurs vers le milieu de l'épaisseur du limbe. En outre, ils abondent dans certaines travées ou plus exactement dans des plans de petites cellules qui tapissent latéralement ces travées et les séparent des cellules à chlorophylle.

Les cristaux du tissu fondamental se localisent dans ces travées, à l'exclusion du parenchyme vert chez les *Alagi camelorum, Stylosanthes cerriifolia, Lotopsora villosa, Hallia alata, Psoralea bituminosa, Ps. plicata,* etc. M. Maury ne semble pas avoir compris cette disposition si caractéristique. La figure qu'il consacre au limbe du *Psoralea plicata*[1] rappelle les coupes passant dans une travée de cette espèce, à cela près que le parenchyme compact représenté dans le dessin n'est jamais surmonté de nombreux stomates. De plus, il est invraisemblable que cet aspect se soit maintenu à droite du faisceau aussi loin que le figure M. Maury, sans que le rasoir ait rencontré un compartiment de parenchyme lacuneux et privé de cristaux. Le dessin a sans doute été complété de mémoire.

Ces bandes incolores sont une expansion de la gaîne parenchy-

1. Maury, *loc. cit.*, 1887 (fig. 9).

mateuse qui entoure les faisceaux et qui sert d'intermédiaire entre les tissus conducteurs et assimilateurs. La gaîne parenchymateuse correspondant à l'endoderme, les travées sont pour ainsi dire une portion de l'écorce ordinaire annexée à l'endoderme et subissant la même différenciation par continuité. La localisation des cristaux dans les travées nous mène droit à leur situation purement endodermique ; car une fois qu'ils ont abandonné le parenchyme vert, les oxalifères occupent un tissu associé aux faisceaux avant même que ce tissu soit rentré dans les limites de la zone endodermique. Cette fixation se trouve acquise chez les espèces précédentes dans les régions, comme le rachis, où la différenciation de l'appareil assimilateur n'est pas poussée aussi loin.

C'est par un phénomène de même ordre que, chez l'*Ebenus laguroides,* les cristaux disséminés entre les palissades du limbe et dans l'écorce du rachis, surtout au voisinage des nœuds foliolaires, se limitent, dans les stipules, à l'endoderme et à l'assise de cellules molles qui tapisse les rayons fibreux étendus entre les faisceaux d'un péricycle à l'autre et qui représente aussi une modification pseudo-endodermique du tissu fondamental ou un endoderme secondaire de raccordement.

On pourrait même se demander si cette disposition n'est pas une altération de la localisation endodermique antérieurement réalisée ? Mais plusieurs arguments sont favorables à l'interprétation inverse. Dans le rachis des mêmes espèces, il y a des cristaux disséminés dans l'écorce sans rapport avec les faisceaux. Chez des espèces voisines, qui ont dans le limbe un tissu assimilateur continu, comme le *Psoralea lathyrifolia,* les cristaux sont entremêlés aux palissades. Et puis la disposition de l'*Arachis* indique nettement la marche de l'évolution des oxalifères disséminés vers les oxalifères localisés dans les travées.

D'autre part, chez des espèces à localisation endodermique bien fixée, les cellules corticales, organisées comme l'endoderme au contact des assises issues du cambiforme et reliant les faisceaux du rachis et de la tige, restent fréquemment dépourvues de cristaux.

Il paraît donc logique de considérer les oxalifères des tissus annexés à l'endoderme comme représentant un type précurseur

de la localisation endodermique ou tout au plus une régression vers un état indifférent à peine abandonné.

Fixation du système endodermique. — Le système endodermique se rencontre chez toutes les espèces pourvues de cristaux dans l'assise externe du péricycle ; il se substitue même à ces derniers dans les fines nervures. Chez bon nombre de plantes, il constitue à lui seul l'enveloppe cristalline des faisceaux. C'est même là le lieu d'élection de tout l'appareil oxalifère des Papilionacées. L'endoderme est en effet une zone éminemment favorable à ce dépôt, grâce à sa situation intermédiaire au tissu conducteur et au tissu assimilateur, grâce aussi à sa faible activité. En dehors des fines nervures où il joue le rôle de collecteur et où il n'est jamais complètement obstrué par les cristaux, il est synergique des fibres péricycliques, et la présence des cristaux ne fait que corroborer sa fonction protectrice ou mécanique ; ou bien il demeure indifférent et devient un entrepôt d'amidon ou, plus tard, de produits définitivement exclus des échanges nutritifs, comme l'oxalate ou le tanin.

Chez beaucoup de Lotées, d'Hédysarées, de Galégées, c'est dans l'endoderme seul qu'il faut chercher les cristaux. Cette localisation devient constante chez les Trifoliées.

Souvent le système exodermique suit une évolution parallèle à celle du système endodermique : en sorte que les cristaux sont pour ainsi dire refoulés de chaque côté jusqu'aux confins de l'écorce.

Cette double localisation est complète chez les *Coronilla scorpioides, minima, coronata ;* on y voit tout au plus quelques cellules des assises suivantes de l'écorce devenir cristallifères au contact de l'exoderme. Elle se présente comme un caractère palingénique dans la gaîne principalement.

Le système exodermo-endodermique est encore plus caractéristique des stipules et de la gaîne qui les unit chez les *Trifolium pratense, medium, elegans, Lupinaster, agrarium, badium, subterraneum, arvense, repens,* etc. L'exoderme ventral seul y subit cette organisation.

L'*Ononis fruticosa,* type extrême de la tribu des Trifoliées, et aberrant par sa lignosité, offre une autre exception. Le massif

fibreux, très nettement circonscrit sur le dos des faisceaux, porte quelques cristaux sur sa face interne, c'est-à-dire dans le péricycle profond. Chez le *Lathyrus Aphaca* les cristaux viennent même se loger dans la zone libérienne entre les îlots cribreux, tandis qu'en général les Viciées se comportent comme les Trifoliées par l'absence de cristaux dans les faisceaux. Elles en diffèrent pourtant par la localisation moins définie des oxalifères. On en trouve dans les assises situées sous l'exoderme, aussi bien que dans l'exoderme et l'endoderme chez les *Vicia, Lathyrus,* surtout *Orobus.*

Endoderme interne. — Dans les fines nervures, les cristaux de l'endoderme s'étendent fréquemment jusqu'à la face ventrale, de manière à former une gaîne continue aux faisceaux. Cette disposition se retrouve dans le rachis. Ainsi les gros faisceaux du *Trifolium pratense* présentent dans tout leur pourtour une délimitation d'une égale netteté à l'égard de l'écorce, et l'endoderme comprend, en face de la pointe du bois, des oxalifères identiques à ceux de l'arc externe (fig. 164), tandis que les cellules avoisinant les flancs des faisceaux, tout en se distinguant aussi clairement des éléments issus du procambium, diffèrent peu des cellules corticales ordinaires. Chez les *Trifolium Lupinaster, Ononis spinosa,* les cellules appliquées à la face ventrale du faisceau ressemblent aussi à la portion externe de l'endoderme, à laquelle elles sont reliées par une assise continue sur les flancs. Dans la tige, les portions dorsale et ventrale restent ce qu'elles étaient dans la feuille ; mais les éléments intermédiaires prennent part au recloisonnement du cambiforme qui raccorde les arcs générateurs intrafasciculaires : en un mot il y a distinction parfaite d'une écorce et d'une moelle. La portion de tissu fondamental contiguë à la face ventrale du faisceau garde la même structure que l'endoderme extérieur, et l'homologie de ces deux régions, établie pour le rachis sur le fait de leur continuité, paraît difficile à repousser pour la tige. La localisation des cristaux devient, il est vrai, moins absolue que dans la feuille. La moelle étant, dans la tige, comme l'endoderme seul dans le rachis, soustraite à la fonction chlorophyllienne, renferme quelques cristaux, non seulement au contact immédiat de l'endoderme interne, mais aussi dans ses

éléments profonds. Au nœud, les cristaux deviennent abondants, chez l'*Ononis altissima,* dans l'isthme intermédiaire entre la moelle de la tige et la moelle du rameau. Cette différenciation de la structure du tissu fondamental médullaire à l'égard du tissu fondamental cortical est une conséquence immédiate de la spécialisation fonctionnelle de ces deux régions. En voici la preuve : Dans le rachis du *Trifolium rubens,* les faisceaux, entourés chacun d'un endoderme propre, affectent une disposition cyclique assez marquée. Alors la portion d'écorce entourée par ces faisceaux devient médulliforme, tout en étant largement en continuité avec l'écorce assimilatrice extérieure, et renferme aussi quelques oxalifères.

Les Viciées présentent en général une disposition dérivée de celle des Trifoliées, avec de légères modifications, liées sans doute au mode de végétation qui entraîne chez elles un développement exagéré de tous les tissus mécaniques. Chez le *Vicia dumetorum,* les cristaux de la moelle sont à peu près limités à l'arc de cellules contigu au faisceau, c'est-à-dire aux éléments qui représentent la portion ventrale de l'endoderme propre des faisceaux de la feuille. Chez le *Lathyrus cirrhosus,* ils s'étendent de là aux assises plus profondes de la moelle. Mais chez les Viciées la localisation exodermo-endodermique n'est plus réalisée au même degré que chez les Trifoliées, en sorte qu'ici la moelle se comporte entièrement comme l'écorce.

Les Coronillées offrent des faits analogues, notamment le *Podostemma hosackioides,* où les cristaux, dans la moelle comme dans l'écorce, occupent l'endoderme ou son équivalent et s'étendent aux assises voisines.

δ. *Oxalifères épidermiques.* — Les cristaux sont très rares dans l'épiderme des feuilles ordinaires des Lotées ; mais ils fournissent un des caractères les plus essentiels de la tribu si on les cherche à la face ventrale du tube calicinal. Je les ai constamment observés à ce niveau chez les *Anthyllis, Physanthyllis, Hymenocarpus, Cytisopsis, Bonjeana, Dorycnium, Hosackia, Lotus* (fig. 165), *Tetragonolobus* (fig. 173). Je n'en ai pas rencontré dans un exemplaire, provenant d'Andorre, du *Lotus corniculatus,* var. *Alpinus,* ni chez le *Lotus diffusus,* qui diffère principalement du

L. angustissimus, par une réduction du calice. Le *L. angustissimus* et les autres variétés du *L. corniculatus* en étaient richement pourvus. Ils manquent au calice, d'ailleurs très réduit, de l'*Helminthocarpum Abyssinicum*, ainsi qu'à celui du *Bonaveria Securidaca*, que Bentham et Hooker placent également parmi les Lotées, mais qui tient de plus près aux Coronilles qu'aux genres précédents.

Les Coronillées offrent avec moins de fixité les cristaux de l'épiderme calicinal, sauf pourtant la sous-section des Ornithopées (*Ornithopus, Scorpiurus, Hammatolobium*) qui, par la feuille, se rattache à tous égards aux Lotées. L'*Hippocrepis comosa* n'en a pas. Les *Coronilla* sont partagés à cet égard.

Les cristaux de l'épiderme sont encore plus rares dans le calice des autres Hédysarées. Ils se retrouvent pourtant chez les *Hallia cordata, H. imbricata*, etc.

On pourrait se demander si cette disposition n'est pas le vestige d'un système analogue répandu primitivement dans les feuilles des Lotées et maintenu seulement dans la fleur, tandis que les principaux organes de l'assimilation se transformaient pour mieux s'adapter à de nouvelles conditions trophiques. Mais cette disposition trouve directement sa raison d'être dans les connexions des sépales. L'épiderme ventral, surtout dans les calices tubuleux ou urcéolés, perd les fonctions de l'épiderme libre. Cette inertie le rend tout prêt à recevoir les produits de sécrétion du parenchyme. La réduction d'épaisseur du sépale ne suffirait pas à provoquer cette migration, puisque dans les dents, encore plus minces que le tube, l'épiderme ne loge pas les cristaux. L'existence des cristaux épidermiques, parmi les Coronilles, chez les espèces à calice tubuleux comme les *Coronilla scorpioides, minima, coronata*, leur absence chez les *Helminthocarpum, Hippocrepis, Bonaveria* à calice plus ouvert sont bien d'accord avec cette interprétation.

Il ne faut donc pas attacher une valeur trop absolue à l'opinion qui suppose la structure de la fleur plus réfractaire que la structure des feuilles aux adaptations qui ne sont pas directement liées à la fécondation et à la maturation.

Sur la face dorsale où l'épiderme reste protecteur, les cristaux

se localisent dans l'exoderme aussi nettement que dans les feuilles ordinaires. C'est ce que l'on voit nettement sur le tube et les dents du *Coronilla minima*. Chez le *Bonaveria*, l'exoderme ventral est cristallifère ; chez l'*Hippocrepis comosa*, l'oxalate se répand en outre dans les couches sous-jacentes.

Les cristaux sont beaucoup moins répandus dans l'épiderme des feuilles ordinaires. M. Borodin les signale chez une Hédysarée : *Stylosanthes*, chez deux Galégées exceptionnelles : *Petalostemon* et *Dalea*, et dans trois genres de Phaséolées : *Galactia, Dioclea, Canavalia*.

On en trouve quelques îlots dans l'épiderme ventral de la gaîne foliaire chez les *Psoralea lathyrifolia, Hallia asarina, H. alata, H. imbricata* et d'autres très analogues à la base du rachis des *Amorpha glabra* et *fruticosa*. Ce système, absolument rudimentaire, dont l'apparition ne s'explique guère si on le considère en lui-même chez ces plantes, est le vestige d'un système hautement différencié de l'épiderme du limbe, que nous retrouvons, d'une part parmi les Hédysarées parentes des *Hallia*, chez les *Arachis* et les *Stylosanthes*, d'autre part parmi les types classés au voisinage des *Amorpha* dans la tribu des Galégées, chez les *Petalostemon* et, d'après Borodin, chez les *Dalea*. Le *Dalea alopecuroides* n'a pas ce système bien développé sur les feuilles ; mais le calice possède des oxalifères dans les deux épidermes. La localisation de ce système dans le calice est tout autre que chez les Lotées ; ici il est logique de la faire dériver du système foliaire.

Il est remarquable de trouver, dans un système aussi exceptionnel, une différenciation presque identique chez des espèces de plantes rangées aussi loin les unes des autres par les classificateurs. Cette seule constatation suffirait à éveiller l'idée d'une filiation commune. D'autres analogies dans la structure des feuilles lui donneront plus de consistance. D'autre part, l'indéhiscence du fruit habituellement monosperme avait engagé Bentham et Hooker à recommander la comparaison de la sous-tribu des *Psoralieæ*, comprenant les *Psoralea, Amorpha, Dalea, Petalostemon*, avec un groupe d'Hédysarées-Desmodiées monospermes, au nombre desquelles se trouve précisément le genre *Hallia*. L'appareil sécréteur nous révélera un lien non moins évident

entre ces deux groupes, dont les genres *Hallia* et *Psoralea* sont le trait d'union.

D. *Cytologie.* — A de très rares exceptions près, chaque cristal, d'ailleurs simple ou mâclé, est seul dans une cellule. La cellule à cristal ou oxalifère renferme un noyau de même taille et de même aspect que les cellules environnantes et un cytoplasme qui, en dehors de la zone occupée par le produit de sécrétion, n'a rien de spécial : c'est donc un élément dont la fonction ne compromet pas l'activité. En général, les oxalifères ont la forme et les dimensions des éléments auxquels ils sont intercalés, dans l'écorce, la moelle, l'endoderme, le liber et le parenchyme profond du péricycle. Ils ont la paroi épaissie et fenêtrée (moelle et écorce du rachis de *Glycyrrhiza glabra*), ou bien lignifiée et ponctuée comme les autres éléments, dans l'étui médullaire de certains rachis, dans toute la moelle de certaines tiges, ou enfin homogène et cellulosique. En un mot, la nature des membranes est la même dans les oxalifères et dans les cellules parenchymateuses.

Souvent aussi les oxalifères ne suivent pas l'accroissement des cellules de parenchyme ; ils deviennent plus étroits et en même temps plus profonds et plus allongés. Ainsi sur une coupe transversale de la gaîne foliaire du *Coronilla coronata,* les cellules à cristaux sont à peu près isodiamétrales, tandis que les autres éléments exodermiques sont plus larges que profonds.

Quand les cristaux occupent des régions dont les éléments ordinaires sont très gros, comme dans l'intérieur de la moelle et parfois de l'écorce, ou allongés comme dans l'épiderme, l'exoderme, l'endoderme et le péricycle, leur dépôt est précédé d'un recloisonnement des cellules. Les cloisons secondaires sont généralement très faciles à distinguer de la paroi de la cellule initiale, parce qu'elles restent minces et parce qu'elles ont une direction, généralement rectiligne, discordante avec le cloisonnement général de la région. Chaque segment contient un cristal. Tantôt les initiales sont isolées et les oxalifères forment de petits îlots, entourés chacun de cellules bien plus grandes ; tantôt plusieurs cellules contiguës subissent la même différenciation et les appareils oxalifères se groupent en files ou en plages assez étendues.

Les oxalifères du péricycle ne diffèrent pas seulement des éléments voisins par leur moindre longueur et par leur forme carrée. La structure est aussi spéciale. Les fibres péricycliques ne sont généralement lignifiées que dans une portion extérieure assez mince ; les couches d'épaississement qui constituent la majeure partie de leur paroi sont flexibles et souvent elles se décollent sur les coupes pour se déformer par suite d'un léger gonflement dans les réactifs. La paroi des oxalifères est entièrement lignifiée et ne présente pas de couches distinctes. Fréquemment l'épaississement et la lignification manquent du côté externe et présentent une coupe en fer à cheval ; ou même la cellule sécrétrice garde des parois minces et molles.

Dans l'intérieur de l'écorce du rachis et de la tige, l'initiale prend une ou deux cloisons dépourvues d'orientation fixe chez les *Anthyllis Vulneraria* (fig. 146), *Scorpiurus vermiculata, Orobus vernus, O. niger, Desmodium Canadense.*

Ce phénomène est bien plus fréquent dans la moelle, avec laquelle se confond à cet égard la fausse moelle du rachis, qu'elle soit largement continue avec l'écorce externe comme chez le *Trifolium rubens* (fig. 161), ou qu'elle en soit séparée par suite du jeu d'un cambiforme dans les rayons. Dans la tige qui est, naturellement, le membre où l'on doit étudier les différenciations liées à la structure médullaire, le recloisonnement fait généralement défaut dans les oxalifères de l'étui médullaire, dont les éléments sont assez petits. Cependant chez quelques espèces la macrocytie s'étend jusqu'à la partie périphérique. Alors les initiales se recloisonnent jusqu'au contact des faisceaux, par exemple chez le *Scorpiurus vermiculata.*

Dans la profondeur de la moelle, les îlots oxalifères issus de multiplication se rencontrent chez les *Anthyllis Vulneraria, Tetragonolobus siliquosus* (fig. 145), *Scorpiurus vermiculata, Onobrychis sativa, Hedysarum coronarium, Desmodium Canadense, Hallia imbricata, Psoralea bituminosa, Lotopsora villosa, Lablab vulgaris, Trifolium Lupinaster* (fig. 159, 160), *Melilotus alba, Halimodendron argenteum.* Ces divers exemples montrent une tendance très générale en rapport avec la dimension des cellules et peu susceptible d'être utilisée pour indiquer la filiation des plantes.

L'endoderme subit peu de recloisonnements, ou du moins la division y est assez précoce pour se confondre avec la constitution primitive de la zone. Cependant dans les endodermes très riches en cristaux, on voit souvent des oxalifères plus petits que les cellules voisines, groupés par deux ou trois et issus d'une initiale commune. Les cloisons sont toujours perpendiculaires à la surface du faisceau, de manière à ne pas dédoubler l'assise ; à cela près elles n'ont pas d'orientation définie. Elles sont radiales ou obliques.

Dans l'exoderme ventral de la gaîne foliaire du *Scorpiurus vermiculata,* les cristaux sont groupés dans 4-5 cellules-sœurs. La segmentation est générale dans l'exoderme ventral de la gaîne des Trèfles. Les cloisons, perpendiculaires à l'épiderme, y sont en majorité transversales et assez souvent longitudinales par rapport à la direction du membre, rarement obliques, en sorte que les oxalifères sont presque cubiques. Les cellules initiales de ces systèmes sont généralement isolées chez les *Trifolium subterraneum, badium,* en petits groupes chez le *Tr. elegans,* en files comprenant d'une à trois rangées d'oxalifères chez le *Tr. repens.* Elles sont assez nombreuses à la base chez les *Tr. pratense* (fig. 168), *Lupinaster* (fig. 155), *arvense,* pour constituer de larges nappes d'où se détachent des files plus étroites. Les initiales des cristaux se divisent aussi en 2-8 oxalifères dans l'exoderme du calice chez le *Medicago radiata.* Elles y sont isolées ou rangées en files. Il en est de même chez le *Trifolium elegans.*

Le recloisonnement est très habituel dans l'épiderme ventral du tube calicinal chez les *Lotées* (fig. 165) et les *Coronillées.* Pourtant les oxalifères du *Cytisopsis dorycniifolia* sont isolés et semblables aux autres cellules épidermiques. Chez les *Anthyllis arundana, A. Vulneraria* var. *Allionii, Tetragonolobus siliquosus, Ornithopus perpusillus, Hammatolobium lotoides,* certaines initiales recloisonnées sont mélangées à d'autres directement oxalifères. Les initiales divisées en 2-6 cellules sont isolées ou réunies en petits îlots chez les *Anthyllis Tejedensis, Lotus edulis, L. corniculatus, L. Gebelia, L. Delestrei, Scorpiurus vermiculata, Ammodendron Sieversii.* Elles se disposent en files au-dessus des faisceaux en même temps que de petits îlots occupent les espaces

interneuraux chez les *Lotus Conimbricensis, L. glaberrimus, L. parviflorus, Hymenocarpus nummularius* où les files recouvrant les nervures pénètrent même dans la base des dents. Les plages des compartiments sont à peine distinctes des séries annexées aux faisceaux chez le *Lotus hispidus*. Enfin les îlots de recloisonnement confluent en des nappes étendues, parfois prolongées en files vers le sommet chez l'*Hymenocarpus circinnatus*. Les nappes correspondantes m'ont paru moins complètes chez l'*H. nummularius;* mais c'était peut-être une variation individuelle. A côté de l'*H. circinnatus* se placent les *Physanthyllis tetraphylla, Bonjeanea recta, Lotus Garcini, L. commutatus, L. Arabicus, L. angustissimus, L. lanuginosus, L. Wrangelianus, Hosackia glabra, Coronilla coronata.*

Les oxalifères du limbe des *Petalostemon, Arachis* (fig. 169), *Stylosanthes* (fig. 142, 166, 167) sont bien plus petits que les autres cellules épidermiques et sensiblement isodiamétriques. Chez les *Petalostemon candidum* et *P. violaceum,* ils sont groupés en petits îlots dans lesquels on distingue un recloisonnement perpendiculaire à la surface.

Telle est aussi la disposition des oxalifères épidermiques de la gaîne foliaire du *Psoralea lathyrifolia*. Chez l'*Arachis hypogœa,* les cristaux de la face dorsale du limbe sont aussi en îlots de 2 à 5, sans rapport fixe avec les nervures ; sur la face ventrale ils forment des files parallèles aux faisceaux, souvent réduites à une seule rangée et quelques îlots au-dessus des compartiments. Le recloisonnement y est très précoce et, malgré la différence de taille, les oxalifères se raccordent sans distinction bien tranchée avec les cellules aquifères. Chez les *Stylosanthes,* l'envahissement du sel atteint un tel degré, que les oxalifères deviennent les cellules ordinaires de l'épiderme (fig. 166). L'appareil stomatique est seul exempt de cristaux à la face ventrale, et avec lui les cellules avoisinantes à la face dorsale. Les cellules à cristaux sont très petites, les annexes des stomates sont, au contraire, énormes. Sur les coupes, la profondeur des oxalifères est encore inférieure à celle des cellules épidermiques aquifères. La différence, assez faible chez les *Petalostemon,* est marquée chez l'*Arachis*. Les cellules à cristaux y sont surplombées par l'épaisseur presque entière de

la paroi externe et leur surface affleure au fond d'un puits analogue à celui qui précède les stomates, tandis que leur face profonde n'atteint pas le même niveau que les cellules voisines. La différence s'exagère encore chez les *Stylosanthes,* sauf au voisinage des marges et des nervures. L'appareil stomatique forme une forte saillie au-dessus de la surface uniformément déprimée de l'épiderme cristallifère.

Chez les trois genres, la structure des oxalifères est la même. La paroi externe est très mince, presque réduite à la cuticule, ce qui contraste singulièrement avec le reste de l'épiderme. La paroi profonde est très épaisse. Les parois latérales sont assez minces entre deux cristaux ; mais à la frontière des groupes sécréteurs, la paroi latérale s'épaissit beaucoup et rattache la membrane profonde et épaisse du système oxalifère à la membrane superficielle des cellules ordinaires. Parfois les oxalifères sont reliés aux cellules aquifères par un élément de taille intermédiaire, dépourvu de sel, offrant une transition entre les deux sortes de cellules par l'épaisseur moyenne de ses parois superficielle et profonde.

Chez les *Stylosanthes,* où la profondeur de l'oxalifère ne dépasse pas l'épaisseur de la paroi externe des annexes du stomate, et où l'assise sous-jacente, héritière des fonctions ordinaires de l'épiderme, est transformée en une nappe aquifère, on croirait que l'exoderme continue les cellules épidermiques avoisinant les stomates et que, représentant aussi l'épiderme, il porte des cristaux enchatonnés dans l'épaisseur de sa membrane. Mais, d'une part, chez l'*Arachis,* des oxalifères identiques sont clairement concordants avec l'épiderme et parfois superposés à des méats : ce qui exclut l'idée d'un dédoublement tangentiel ; d'autre part, chez les *Petalostemon* les oxalifères du même type diffèrent peu des autres cellules épidermiques. En outre les cellules exodermiques, analogues à celles des *Stylosanthes,* se retrouvent chez les *Petalostemon,* mais clairsemées parmi les palissades, comme les cristaux sont clairsemés dans l'épiderme. Ces cellules aquifères manquent souvent sous les cristaux et d'autre part s'étendent sous les cellules épidermiques ordinaires. Les relations des deux sortes d'éléments chez les *Stylosanthes* ne sont donc que la conséquence forcée de l'extrême extension des uns et des autres.

Les cristaux sont assez souvent plongés dans le cytoplasme, qui présente seulement autour d'eux une zone isolante plus condensée. C'est presque toujours le cas pour les cristaux du liber, du péricycle et de l'épiderme. Il en est de même pour le tissu fondamental de quelques Papilionacées. Ainsi, chez le *Glycyrrhiza glabra,* après traitement par l'hypochlorite de soude, les cristaux de la moelle et de l'écorce du rachis sont libres dans la cellule; leur sac a donc été dissous. Aucune trace n'en est révélée par le chloro-iodure de zinc, le bleu de méthyle, la phénosafranine, la fuchsine-vert d'iode. Sur les préparations non soumises à l'hypochlorite de soude, mais traitées par l'alcool absolu, la fuchsine-vert et la glycérine, les cristaux paraissent toujours enclavés dans le protoplasma rose. Quand il y a plasmolyse, la rétraction est uniforme et ne révèle aucune adhérence entre l'enveloppe des cristaux et la membrane. La coloration rose est un peu plus accusée au contact du cristal. Les cristaux du *Glycyrrhiza glabra* n'ont donc pas d'enveloppe de nature différente du plasma. Il existe tout au plus une membrane de la nature des « hydroleucites » ou du « dermatoplasme ».

Dans l'écorce et dans la moelle d'autres espèces, le sac des cristaux prend une consistance plus ferme et s'imprègne de cellulose. Il se fixe à la paroi, généralement par les deux bouts qui s'étalent pour adhérer plus largement : *Anthyllis Vulneraria* (fig. 149), *A. cytisoides, Tetragonolobus siliquosus, Hedysarum Sibiricum.* Le sac est parfois faiblement lignifié dans la moelle de l'*A. cytisoides.* Outre les attaches terminales, le sac cellulosique envoie souvent des prolongements qui vont s'épanouir contre les faces latérales : gaîne foliaire d'*Anthyllis Vulneraria* (fig. 148), moelle de rachis de *Wistaria Sinensis.* Les attaches terminales peuvent même manquer ou se bifurquer et le sac est amarré aux parois par des expansions irrégulièrement rayonnantes : rachis d'*Anthyllis Barba-Jovis* (fig. 147). Rarement le sac adhère seulement par une extrémité. Cette disposition manque à la plupart des *Psoralea.* Chez le *Ps. plicata* (fig. 144), où M. Maury l'a découverte, on trouve aussi des cristaux dont le pédicelle aboutit à un angle du sac et non au milieu d'une extrémité.

Dans les cellules recloisonnées de la moelle du *Lablab vulga-*

ris (fig. 150), le sac aboutit à un large épaississement cellulosique qui revêt la mince membrane séparatrice des oxalifères. Enraciné dans cet empâtement par une de ses extrémités, le cristal traverse la cellule en diagonale et d'habitude son sac est relié à la paroi opposée par un autre épaisissement plus réduit. En général le sac présentant cette disposition s'imprègne plus ou moins tôt de lignine : c'est ce que j'ai constaté dans la moelle de tige du *Desmodium Canadense,* au milieu d'éléments à paroi purement cellulosique.

La présence d'un sac épaissi et lignifié à son point d'attache devient très générale chez les Trifoliées pour les oxalifères de l'endoderme et de l'exoderme, et aussi pour les cellules recloisonnées de la moelle de tige et de rachis (fig. 155-162). Dans ces dernières, l'épaississement lignifié est appliqué aux parois minces de recloisonnement et le cristal s'y trouve couché dans sa plus grande longueur. Dans ce cas il fait une légère saillie dans la cellule et le sac ne rejoint jamais la paroi opposée. Même disposition dans l'endoderme et dans l'exoderme. L'épaississement cristallifère est appliqué à la paroi limitante de l'écorce, qu'il recouvre entièrement, c'est-à-dire à la face profonde de l'endoderme et à la face épidermique de l'exoderme. Dans les cellules ventrales de l'endoderme du rachis et dans les cellules de la moelle avoisinant les faisceaux et comparables à l'endoderme, le sac est également collé à la paroi qui avoisine le bois.

Quand les oxalifères confluent en plages étendues, les épaississements forment une nappe lignifiée. C'est sans doute ce qui a fait dire à M. Daniel[1] que, sous l'épiderme supérieur des stipules de *Trifolium pratense,* les cellules sont sclérifiées. C'est là assurément un cas bien particulier de sclérose. M. Daniel a dû soumettre ses coupes à des réactifs singulièrement énergiques, car dans la figure 17 qui correspond à la zone oxalifère, on ne voit pas un seul cristal, tandis que le sac tout au moins résiste même à l'acide sulfurique ; sur cette même figure la lignine, au lieu d'être localisée dans le sac appliqué à l'intérieur des cellules, paraît avoir diffusé pour colorer uniformément la cloison mi-

1. DANIEL, *loc. cit.*

toyenne exodermo-épidermique et même en partie les parois latérales de l'épiderme.

Les oxalifères sont identiques dans l'endoderme des *Trigonella, Melilotus, Ononis, Cicer, Lathyrus, Orobus, Wistaria, Halimodendron, Hallia alata.* Beaucoup plus rare chez les Lotées, cette disposition se rencontre pourtant chez les *Bonjeanea, Dorycnium.*

L'empâtement est très réduit et faiblement lignifié dans l'endoderme du rachis et des grosses nervures de l'*Arachis hypogæa* et du *Stylosanthes cerriifolia.* Chez l'*Ebenus laguroides* et le *Dorycnium suffruticosum,* le sac lignifié des cristaux distingue immédiatement les oxalifères endodermiques des oxalifères péricycliques développés jusqu'à leur contact.

Le même enchatonnement se retrouve dans l'endoderme médullaire et dans la moelle des mêmes plantes, notamment chez les *Melilotus alba, Ononis spinosa, Lathyrus cirrhosus, Halimodendron.*

Chez le *Coronilla coronata,* les oxalifères de l'endoderme sont identiques à ceux des Trifoliées; mais l'exoderme oxalifère s'en éloigne. Le sac cristallifère y adhère à la paroi profonde et les cristaux, au lieu de se coucher à plat dans l'épaississement, présentent de ce côté une arête (fig. 151-154). Il en résulte que la surface d'adhérence se pédiculise et se réduit à une charnière réunissant les deux faces profondes, lignifiées, du sac et se fixant au milieu d'une sorte de placenta lignifié qui s'étale sur toute la paroi profonde de l'exoderme. Sur une section transversale cet appareil ressemble à une sorte de coupe cristallifère à pied rétréci. Les couches d'épaississement lignifiées se montrent aussi parfois sur d'autres points de la membrane, notamment du côté épidermique.

C'est par une rare exception que les sacs oxalifères lignifiés se montrent dans la région libérienne. Dans la nervure médiane d'une foliole de *Lotopsora villosa,* un cristal très gros, placé dans la profondeur du liber, au-dessous d'un îlot cribreux, était enchatonné dans un gros épaississement lignifié appliqué à la paroi la plus voisine du bois, et séparé des vaisseaux par deux ou trois rangs de petites cellules à parois molles.

Il est intéressant de voir la lignification envahir les sacs cristallifères dans des régions où la lignine ne se dépose jamais, comme dans l'écorce, dans certaines moelles, dans l'exoderme des Trifoliées et des Coronilles, dans l'endoderme du pétiolule du *Bonjeanea recta*, de la voir se localiser dans ce sac contre les parois de recloisonnement échappant à la lignification générale des cellules médullaires ambiantes. Dans l'endoderme des rachis et des limbes, cette imprégnation devance de beaucoup la lignification du péricycle ; elle se montre, en effet, à un stade où les vaisseaux seuls sont lignifiés et, fait plus intéressant encore, c'est au contact des oxalifères que débute la lignification des fibres du péricycle. Cette irradiation est frappante sur une jeune gaîne foliaire de *Coronilla minima*. Chez le *Hallia alata* adulte, les fibres sous-jacentes aux cristaux de l'endoderme fixent la fuchsine plus énergiquement que les autres. Par suite de la même concordance entre le dépôt de l'oxalate et le dépôt de la lignine, les cristaux se développent en direction basipète le long des nervures des Trifoliées, du *Tephrosia Virginica*, en même temps que les fibres du péricycle progressent de haut en bas ; tandis que, chez beaucoup de Lotées à péricycle mou ou très réduit, les cristaux apparaissent d'abord et restent prédominants à la base des faisceaux du limbe. Dans le pétiolule dépourvu de sclérose de l'*Apios tuberosa*, ils quittent l'endoderme et le péricycle contigu qu'ils occupaient dans le rachis et le limbe munis de fibres.

De ces constatations morphologiques il résulte clairement que la lignine, en dehors des vaisseaux, est parfois un produit des transformations chimiques qui donnent, d'autre part, l'oxalate de chaux. La lignine produite dans la cellule cristallifère trouve en partie son emploi dans le sac ; mais une autre partie diffuse dans les tissus ambiants et se fixe immédiatement, si, dans le voisinage, elle rencontre des éléments, comme les fibres, prédisposés à emmagasiner cette substance. Je laisse aux chimistes le soin de déterminer la nature de ces relations, qui n'avaient pas été aperçues jusqu'ici.

Le degré d'organisation du sac cristallifère est en général trop variable chez des espèces voisines et trop analogue dans des tribus différentes pour recevoir des applications taxinomiques.

Pourtant le type le mieux défini s'est fixé avec une grande constance chez les Trifoliées et devient un caractère de cette tribu. Mais ce caractère était déjà réalisé, çà et là, dans les séries voisines. La disposition des Coronilles, en particulier, représente un des stades les plus voisins de la structure définitivement acquise chez les ancêtres immédiats des Trèfles.

E. *Cristallographie.* — L'oxalate de chaux secondaire des Papilionacées cristallise dans le système du prisme rhomboïdal oblique. La forme primitive est presque constamment altérée par des troncatures portant sur deux espèces d'arêtes. En outre, l'hémitropie est très répandue (fig. 170, 171). M. Petit a donc eu tort de considérer les Légumineuses comme une famille définie par l'existence exclusive de cristaux non mâclés. Le plan d'hémitropie est parfois sensiblement perpendiculaire à l'axe : en sorte que les deux moitiés sont dans le prolongement l'une de l'autre. Ailleurs, elles s'inclinent l'une sur l'autre, au point de se disposer à angle droit, par exemple dans l'épiderme du calice des *Tetragonolobus* (fig. 173). La détermination exacte des angles ne paraît pas avoir une extrême importance pour les comparaisons d'espèces. D'ailleurs, leur mensuration rigoureuse au sein des tissus vivants est impraticable. Çà et là, la mâcle présente trois ou quatre bras. Les cristaux plus complexes sont exceptionnels chez les Papilionacées. On trouve de nombreux pointements sur quelques cristaux de la moelle chez l'*Anthyllis cytisoides* (fig. 163), de l'écorce de la gaîne foliaire, chez l'*Orobus niger*, et, d'après M. Mentovich[1], chez le *Wistaria Sinensis*. Les cristaux en châtaigne deviennent, au contraire, habituels dans la famille des Césalpiniacées. Ce n'est donc pas par exception, comme le pense M. Petit, que cette forme se rencontre dans les pétioles des *Cercis* et *Bauhinia*.

En général, le prisme est plus haut que large ; mais la différence des dimensions varie beaucoup d'une plante à l'autre. L'allongement et la fréquence de l'hémitropie sont deux caractères fixés dans des séries assez étendues de végétaux pour offrir

1. F. Mentovich, *A növénybél szövettanàhoz Különös tekintettel a Kelszikūekre*. (*Analysé dans Botan. Centralblatt*, 1886, nº 16, p. 67 à 75.)

parfois une base à la distinction même des tribus. L'hémitropie tient surtout à la nature de la plante; la longueur du cristal relève plutôt de la forme de l'élément accumulateur et la prédominance d'un type court ou allongé dans certaines séries de plantes provient souvent de la localisation des cristaux dans des cellules à peu près cubiques, chez les Trifoliées, par exemple.

Les cristaux sont en majorité hémitropes chez les *Anthyllis Barba-Jovis, sericea, Henoniana, podocephala, polycephala, Tejedensis, montana, Vulneraria* et ses variétés, *arundana, Cornicina, hamosa, lotoides, cytisoides, genistæ, Hermanniæ, Chilensis,* chez les *Physanthyllis tetraphylla, Hymenocarpus circinnatus, H. nummularius, Dorycnopsis Gerardi, D. onobrychoides, Bonjeanea recta, Tetragonolobus siliquosus,* chez les *Lotus*. Il en est de même chez les *Scorpiurus, Bonaveria, Hammatolobium, Ludovicia, Coronilla varia,* chez les *Medicago murex, M. maculata, M. lupulina, Trigonella Fœnum-græcum, Tr. cærulea, Trifolium arvense, Ononis spinosa, O. alopecuroides, Cicer arietinum, Hallia asarina*.

Les cristaux sont indifféremment simples ou hémitropes chez les *Ornithopus compressus, Hedysarum Sibiricum, Halimodendron argenteum, Orobus niger*.

Les formes simples prédominent chez les *Dorycnium suffruticosum, Medicago sativa, M. marina, M. ciliaris, M. radiata, Pocockia Cretica, Melilotus officinalis, M. alba,* chez les *Trifolium pratense, elegans, rubens, Lupinaster, repens, subterraneum, badium,* chez les *Ononis Natrix, O. altissima, Vicia lathyroides, Lathyrus Aphaca, L. cirrhosus, Tephrosia Virginica, Requienia obcordata, Ammodendron Sieversii, Ebenus laguroides, Hallia imbricata, Lotopsora villosa, Smithia sensitiva*.

Les cristaux hémitropes sont le plus souvent droits chez les *Anthyllis* (fig. 175), généralement coudés chez les *Lotus* (fig. 176).

La proportion des cristaux hémitropes progresse parfois avec l'âge. Ainsi la feuille primordiale du *Trifolium arvense* renferme plus de cristaux simples que les feuilles définitives et concorde mieux avec les autres espèces de Trèfle que ces dernières. La proportion varie aussi, d'une partie de la feuille à l'autre. Une bractée d'*Ononis fruticosa* n'a guère que des cristaux hémi-

tropes ; le rachis d'une feuille ordinaire en renferme une faible minorité. Les cristaux simples sont bien plus habituels dans le calice que dans la feuille, chez les *Anthyllis montana, podocephala, arundana, Vulneraria, Hermanniæ* et chez l'*Hymenocarpus circinnatus*. Les cristaux, chez le *Coronilla coronata,* sont hémitropes dans le liber, simples dans la gaîne des faisceaux. Ce contraste ne tient pas uniquement à la différence de longueur des cristaux des deux régions, puisque chez le *Coronilla varia* où la même inégalité se retrouve, les cristaux de l'endoderme sont pourtant hémitropes.

La dimension des cristaux est directement réglée par celle des oxalifères. Des différences s'observent, en effet, dans des éléments homologues, s'ils appartiennent à des feuilles de vigueur inégale. Ainsi chez le *Trifolium repens,* l'endoderme d'une des premières feuilles apparues sur la plantule a des cristaux bien plus petits que la région correspondante des feuilles développées plus tard. Dans une seule stipule semisagittée de *Smithia sensitiva,* les cristaux de l'endoderme sont un peu plus grands, en même temps qu'ils sont plus rares dans la portion récurrente que dans la partie supérieure ; cette différence n'est pas marquée dans toutes les feuilles. Il existe d'ailleurs souvent une certaine inconstance dans les dimensions des oxalifères et des cristaux d'un même tissu. La taille est cependant bien définie dans les appareils très différenciés, tels que les oxalifères épidermiques des *Stylosanthes, Arachis, Petalostemon,* tels que les oxalifères endodermiques des Trifoliées. Par suite de cette subordination de la taille des cristaux à la taille des oxalifères, les différences deviennent énormes, quand on compare les cristaux du liber, par exemple, aux cristaux du péricycle, de l'endoderme ou de l'écorce. Voilà pourquoi la grandeur des cristaux atteint son maximum de constance chez les espèces où les oxalifères se développent dans une seule zone anatomique ou dans des zones aussi semblables que l'endoderme et l'exoderme.

Il arrive aussi que la dimension des cristaux retentit sur celle des cellules. Nous en voyons une preuve dans les phénomènes de recloisonnement signalés plus haut. On pourrait même se demander si ce n'est pas la tendance héréditaire à fixer une forme et

une dimension déterminées de cristaux qui provoque, chez les Trifoliées par exemple, la localisation du sel dans des zones définies, ces zones offrant précisément dans leurs cellules les dimensions les mieux appropriées à ces cristaux.

La même relation existe entre la forme des cellules et l'orientation des cristaux. Dans les cellules à peu près isodiamétriques, les cristaux occupent une diagonale quelconque, à moins qu'ils n'aient une adhérence unilatérale. Quand les cellules sont aplaties, le grand axe du cristal correspond à celui de l'élément : ainsi les cristaux libériens sont longitudinaux, les cristaux corticaux du pétiolule sont souvent transversaux ; les cristaux logés dans des cellules quadripartites sont en croix, ceux des initiales segmentées par des cloisons parallèles sont en files, etc.

Les dimensions relatives des axes méritent d'être approximativement indiquées, car elles sont fixées dans certaines espèces et dans certains organes d'une façon remarquable. On peut à cet égard rattacher les cristaux des Papilionacées à trois types qui n'ont, bien entendu, qu'une importance insignifiante au point de vue minéralogique, et qui, au point de vue taxinomique, n'ont pas une valeur plus absolue que la distinction des fruits de Crucifères en siliques et silicules.

Dans le type Vulnéraire ou type moyen (fig. 174, 175), le cristal est deux ou trois fois plus long que large ; dans le type Lotier ou type allongé (fig. 176), la hauteur l'emporte de beaucoup sur les bases ; dans le type Trèfle ou type court (fig. 172), les trois axes sont sensiblement égaux.

Le type moyen est constant dans le genre *Anthyllis*, aussi bien dans les cristaux simples que dans les cristaux hémitropes. Il se conserve dans le calice, et aussi dans le liber, malgré la petitesse des cristaux, les trois axes se raccourcissant également. Les *Dorycnopsis* diffèrent des vrais *Anthyllis* et se confondent avec le *Dorycnium suffruticosum*, en ce que les cristaux du liber sont plus allongés que ceux des autres tissus. Les cristaux de l'épiderme calicinal sont aussi plus longs que le type et sensiblement coudés. Il en est de même dans le calice du *Physanthyllis tetraphylla* et du *Cytisopsis dorycniifolia*. Ces genres détachés de la souche *Anthyllis* présentent donc clairement un début d'altéra-

tion du type cristallin fixé dans le genre précédent. Les *Hymenocarpus* se comportent absolument comme les *Anthyllis*.

Le type allongé, généralement hémitrope et coudé, est habituel chez les *Lotus*. C'est aussi celui des *Lotus parviflorus* Desf. (*Dorycnium parviflorum* D. C.) et *Bonjeanea recta*, ce qui les distingue des *Dorycnium*. Les cristaux sont assez courts chez le *Lotus Wrangelianus*. Le type Lotier s'exagère chez les *Tetragonolobus*, où les cristaux, partout très longs, ont leurs moitiés disposées angulairement dans tous les tissus et presque à angle droit dans l'épiderme du calice (fig. 173).

Le genre *Hosackia* est en quelque sorte à la limite des deux types. Chez les *H. glabra*, *H. argophylla*, le type Lotier est bien défini dans les nervures du calice ; dans l'endoderme et le péricycle de la feuille, les cristaux rappellent davantage les *Anthyllis* et, dans l'épiderme du calice, ils sont deux ou trois fois plus longs que larges et faiblement coudés.

Parmi les Coronillées, l'*Hippocrepis comosa* offre un mélange des types Vulnéraire dans le rachis et Lotier dans le limbe. Le type allongé prédomine aussi dans le liber, le type moyen dans les autres tissus chez le *Podostemma hosackioides* ; tandis que le type Lotier se fixe chez les *Scorpiurus*, *Ornithopus perpusillus*, *O. compressus*, *Hammatolobium lotoides*, *Ludovicia Kremeriana*, *Bonaveria Securidaca*, *Coronilla Emerus*.

L'*Ornithopus ebracteatus* est exceptionnel par ses cristaux rappelant plutôt le type Trèfle. Les cristaux y sont d'ailleurs plus rares que chez les autres espèces et limités à l'endoderme. Il est à remarquer que cette espèce est assez distincte des autres *Ornithopus* pour avoir été rangée par de Candolle dans le genre *Arthrolobium*. Cette distraction ne mérite pas d'être maintenue, car l'absence de bractée foliacée n'est pas un caractère suffisant, l'absence de poils ne résiste pas à la loupe, le caractère des stipules est inobservable, puisque ces organes sont rudimentaires. L'appareil tanifère rattache d'ailleurs directement l'*Arthrolobium ebracteatum* aux *Ornithopus*, comme il cimente les liens de l'*Arthrolobium scorpioides* avec les *Coronilla*.

Néanmoins l'aspect des cristaux confirme l'opinion qui voit dans cette espèce un type extrême dans le genre.

Les *Coronilla* sont nés à une époque d'évolution particulièrement active de la forme des cristaux. Le type Lotier est pur chez le *C. Emerus ;* il caractérise le liber, la moelle, l'écorce du *C. varia,* tandis que l'endoderme offre le type Trèfle. Les *C. coronata* et *minima* ressemblent au *C. varia.* Ils ont en outre des cristaux exodermiques peu différents du type Vulnéraire. Le *C. scorpioides,* qui avait été retiré du genre pour prendre place parmi les *Arthrolobium,* a les cristaux endodermiques beaucoup plus allongés, dépassant même le type Vulnéraire. Les autres régions ressemblent au *C. minima.*

Le type Trèfle devient constant chez les Trifoliées. Il m'a paru aussi habituel chez les Viciées (*Cicer, Lathyrus, Orobus,* etc.). Parmi les Hédysarées, l'*Ebenus laguroides* tient de très près aux Trèfles, si ce n'est que les cristaux sont plus disséminés dans le tissu fondamental et pénètrent dans le péricycle, non toutefois jusque dans le liber. Les cristaux du type Trèfle sont aussi ceux des *Æschynomene, Amicia, Stylosanthes.*

Le plus souvent le type Trèfle se limite à certaines régions. Il est constant dans l'épiderme des feuilles assimilatrices des *Petalostemon, Psoralea lathyrifolia, Hallia asarina, Arachis, Stylosanthes ;* dans la gaîne des faisceaux chez les *Psoralea, Hallia, Lotopsora villosa, Desmodium, Hedysarum, Alagi, Smithia* et même dans le liber de ces plantes ; pourtant chez le *Psoralea bituminosa* les cristaux, courts dans le liber des autres parties, deviennent aciculaires dans le liber du renflement moteur. Chez ces mêmes plantes les cristaux du tissu fondamental atteignent le type moyen, parfois même, chez les *Psoralea,* le type allongé. Dans le mésophylle de l'*Arachis hypogæa,* les oxalifères appliqués contre les travées ont le type Trèfle ; ceux qui sont entremêlés aux palissades répondent au type Lotier parfois exagéré par une extrême longueur et un angle très sensible. Le type Vulnéraire ou tout au moins un état de passage entre les formes courtes et moyennes devient général pour les rares cristaux de l'*Adesmia balsamica ;* le type allongé caractérise tout l'oxalate du *Sœmmeringia.* Les Phaséolées sont très voisines des Hédysarées. Chez les *Lablab, Apios, Soja, Clitoria,* les cristaux des faisceaux sont courts, ceux de l'écorce ou de la moelle généralement moyens. Il est à noter

que, chez ces diverses espèces, la dimension absolue des cristaux d'un tissu donné est bien moins constante que chez les Trifoliées. La fixation du type cristallin est donc moins parfaite que dans cette dernière tribu. Les Galégées sont encore plus désordonnées et offrent tantôt le type Trèfle, tantôt le type Lotier.

F. *Adaptations diverses influant sur la phylogénie des oxalifères.* — L'étude des oxalifères chez les Papilionacées nous a montré, dans certaines séries, des dispositions diverses, mais reliées insensiblement entre elles, comme si elles marquaient les étapes d'une transformation continue. Dans d'autres séries une fixité remarquable est atteinte par la plupart des propriétés de cet appareil sécréteur. On est conduit à se demander si les changements sont provoqués par des motifs déterminables et si le maintien de quelques types définis résulte d'avantages assez marqués pour provoquer une sélection naturelle.

La localisation des cristaux dans les tissus les moins essentiels aux fonctions conductrices ou trophiques est favorable. C'est peut-être l'indifférence de l'endoderme dans toute la feuille, de l'exoderme dans les pétioles, qui a décidé la généralisation du type des Trifoliées, la localisation dans ces assises n'entravant aucune fonction importante et la forme des cristaux, si constante dans cette tribu, étant en parfaite harmonie avec la forme des éléments prédisposés à les emmagasiner. On peut ajouter que la nature du sac lignifié qui renferme l'oxalate et ses connexions avec la membrane en font un organe de soutien et de protection.

Il est plus difficile de pénétrer les causes de la persistance du type des Lotées. Les cristaux, tout en s'allongeant, ne sont pas devenus aciculaires et ne peuvent jouer le rôle de défense que M. Stahl[1] attribue aux aiguilles acérées des raphides. L'angle formé par les deux moitiés du cristal hémitrope paraît également dénué d'intérêt physiologique, à moins qu'il ne diminue la fragilité du cristal et favorise son rôle de soutien. Il est bien possible que le maintien de cette forme, dont la genèse est encore incon-

1. E. Stahl, *Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfrass.* (*Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. und Medicin.* Bd. XXII.)

nue, soit dû simplement à l'hérédité qui, en l'absence de toute sélection, n'a pas non plus été entravée par une contre-sélection.

La disposition des *Anthyllis* réalise un terme moyen, plus indifférent et apparemment plus primitif. C'est sans doute aussi un de ces caractères qui se transmettent sans motif direct et disparaissent de même sous l'influence du moindre changement des conditions biologiques.

Le rôle de soutien est plus manifeste dans la structure analogue à celle du *Psoralea plicata,* où les aiguilles rigides empêchent l'affaissement des travées aquifères circonscrivant les îlots assimilateurs, ou à celle de l'*Arachis,* où l'on trouve à la fois une gaîne d'oxalifères courts revêtant les grands réservoirs d'eau qui sont superposés aux faisceaux et de grandes baguettes cristallines consolidant le parenchyme chlorophyllien.

L'oxalate de chaux réalise des conditions avantageuses dans les organes rigides; certaines localisations qu'il y affecte peuvent donner prise à la sélection naturelle. Les dispositions inverses seront les meilleures dans les organes moteurs. Nous avons vu les pétiolules souvent dépourvus d'oxalate de chaux. Ou bien les cristaux sont couchés en travers : *Lotus Arabicus, L. lanuginosus,* coussinet rachidien du *Smithia sensitiva.* Ils se localisent à la face dorsale du coussinet chez l'*Apios tuberosa ;* la partie antérieure qui se raccourcit dans le mouvement de sommeil n'a pas cette entrave. Chez le *Lablab vulgaris,* les cristaux occupent en majorité la moitié dorsale dans l'organe moteur inférieur et s'y localisent au sommet du pétiolule.

La seule zone du pétiolule où les cristaux persistent assez souvent avec une orientation longitudinale : c'est le liber, qui forme ainsi un axe rigide ou plutôt articulé, séparant la portion du parenchyme qui se raccourcit de celle qui s'allonge.

La nervure médiane du limbe est souvent dépourvue de gaîne cristalline comme de péricycle lignifié, notamment chez les Trifoliées. Cette exception favorise le rôle de charnière qu'elle joue pendant l'épanouissement de la feuille, et qui peut se maintenir dans les mouvements nyctitropiques. Dans la nervure médiane du *Psoralea bituminosa,* les cristaux se développent dans le liber et dans l'endoderme ventral, mais non dans l'endoderme dorsal ;

ils occupent l'axe de la charnière et non la partie mobile. Ce sont donc là des dispositions avantageuses au point de vue mécanique et susceptibles de sélection. Mais le rôle joué effectivement par la sélection est très problématique ; car l'absence de cristaux sur la charnière du limbe s'explique suffisamment par les conditions mêmes du dépôt de l'oxalate.

Les courants qui parcourent les nervures sont plus rapides dans le rachis que dans les nervures du limbe pour le motif même qui provoque leur accélération dans les gros vaisseaux de l'homme, la somme des sections des grosses nervures du pétiole étant inférieure à la somme des rameaux du limbe. Les conditions sont encore plus défavorables aux transvasations dans les coussinets moteurs, puisque les faisceaux y sont refoulés en une colonne étroite. Il suffit d'examiner des exemplaires diversement développés de feuilles d'une même espèce pour constater de grandes variations dans les limites de la région exempte de cristaux. Chez le *Medicago radiata,* les trois quarts inférieurs de la nervure médiane sont normalement privés de cristaux ; mais parfois on trouve un prolongement des gaînes oxalifères des nervures secondaires au-dessous du confluent de ces faisceaux. Réciproquement, j'ai vu les faisceaux secondaires eux-mêmes privés de cristaux dans un plant très vigoureux de la même espèce.

Les dispositions précédemment décrites trouvent donc leur première raison d'être dans le mode de transport des matériaux cristalligènes. Mais rien ne prouve que le maintien de ces conditions n'ait pas été influencé par la sélection naturelle. L'attention doit être éveillée sur ce point ; peut-être trouvera-t-on chez certaines plantes des exemples démonstratifs.

M. Penzig[1] a fait connaître une autre adaptation des cristaux, en les considérant comme *organes illuminateurs*. Cette théorie serait particulièrement applicable aux oxalifères épidermiques. Les cristaux font évidemment partie de l'*appareil diaphane,* interposé entre les sources de radiations et les éléments assimilateurs. Il serait utile de connaître dans quelle mesure ils modi-

1. O. Penzig, *Sull' esistenza di apparecchi illuminatori nell interno d'alcune piante.* (*Atti della Soc. dei Naturalisti di Modena.* Ser. III. vol. I, 1883.)

fient, ils digèrent, pour ainsi dire, les radiations destinées à être utilisées dans la nutrition des plantes. On saurait alors si la constance de certaines dispositions résulte d'une sélection. Cette étude est presque entièrement à faire, et ce n'est pas ici le lieu de l'aborder. J'aurai, d'ailleurs, à revenir sur ce sujet à propos des autres systèmes sécréteurs qui s'associent parfois aux cristaux pour transformer les radiations.

II. — Tanifères.

A. *Données préliminaires*. — L'appareil tanifère a été à peine examiné jusqu'à ce jour au point de vue taxinomique. M. Vesque le range dans « une série d'appareils, sécréteurs ou autres, qui apparaissent souvent, pour ainsi dire, sporadiquement ». Et il ajoute : « Les cellules à tanin ne peuvent être étudiées sur des échantillons secs, de sorte qu'il n'y a pas grand parti à en tirer, quant à présent[1]. » Ce discrédit est d'autant plus surprenant, que déjà en 1862 Wigand[2] citait des familles particulièrement riches en tanin, telles que Rosacées, Légumineuses, Cupulifères, Ericacées ; tandis que les Solanées et les Oléacées en sont presque toujours dépourvues. D'autre part, des recherches précises avaient amené M. Trécul[3] à dire, en 1865 : « Il est évident que les séries de cellules à tanin des Légumineuses se relient à ce qui a été appelé jusqu'à ce jour vaisseaux à latex... » Or, M. Vesque est d'accord avec tous les botanistes pour voir, dans « les laticifères et les organes sécréteurs internes, deux sortes d'appareils d'une très grande importance dans la définition des familles ou des tribus. » Pourtant les huiles essentielles et même certains latex ne sont ni plus persistants ni moins diffusibles dans les échantillons d'herbier que les tanins. Je dirai même que chez certaines plantes (et les Papilionacées sont du nombre), les substances taniformes accumulées en grande masse dans des organes spéciaux forment,

1. VESQUE, *Loc. cit.*, p. LXX, 1889.
2. WIGAND, *Einige Sätze über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffs und der Pflanzenfarben*. (*Bot. Zeitung*, t. XX, 1862.)
3. TRÉCUL, *Du tanin dans les Légumineuses*. (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LX, 30 janvier 1865.)

avec d'autres produits cellulaires, des composés inaltérables et insolubles. Si les échantillons secs ne conviennent pas pour déceler la présence et déterminer la localisation de ces traces de tanin qui existent dans beaucoup de cellules actives, ils donnent des résultats aussi précis pour caractériser par le contenu les véritables tanifères que pour distinguer la plupart des autres éléments histologiques.

Il n'y a pas à se préoccuper outre mesure de l'acception vague du mot tanin considéré au point de vue chimique. M. Reinitzer[1] a fait observer avec raison que les tanins des botanistes ont les compositions les plus diverses, et qu'on ne saurait leur trouver aucun caractère commun. Tous les tanins sont, il est vrai, des dérivés de la série aromatique ; mais, par cette propriété, ils se confondent avec bien d'autres substances qui ne répondent plus du tout à la notion subjective que nous nous faisons des tanins. Sans doute, il est utile d'être prévenu de cette inconstance ; il faut, avant tout, connaître à quel composé on a affaire, si l'on veut arriver à une conception exacte du rôle biologique des tanins et de la place qu'ils tiennent dans les échanges nutritifs. Mais il n'en est plus de même, lorsqu'on veut simplement chercher une réaction commode pour mettre en évidence certains réservoirs de forme et de localisation déterminées. A cet égard, les tanins, c'est-à-dire les liquides intracellulaires donnant une coloration ou un précipité bleu ou vert avec les sels ferriques, etc., rendent les mêmes services et ont la même valeur que les latex, par exemple. On sait à quels beaux résultats taxinomiques M. Van Tieghem est arrivé en étudiant la répartition des laticifères, sans s'inquiéter de définir si le latex est du caoutchouc, de l'opium, une résine ou toute autre substance, parce qu'il a envisagé le latex, non pas comme un composé chimique, mais comme un signe de l'existence des *laticifères*. Dans le même sens, je subordonne, dans mes recherches morphologiques, la notion du tanin à la notion des *tanifères*. Par cette simple remarque, j'élimine la plupart des éléments où la constatation des tanins offrirait des

1. Fr. Reinitzer, *Bemerkungen zur Physiologie des Gerbstoffs.* (*Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft,* t. VII, 1889.)

difficultés en raison du faible taux de ces substances, car une foule de cellules à contenu plus ou moins tanique ne sont pas des tanifères ; si quelques réservoirs à tanin présentent des réactions chimiques insuffisantes, la forme spéciale des éléments permet de les rattacher aux tanifères typiques.

M. Tschirch[1] a eu bien soin d'observer que beaucoup de cellules à tanin ne sont pas des idioblastes. M. Baccarini[2] n'a peut-être pas attaché à cette distinction toute l'importance qui la justifie, au moins dans la pratique. Après avoir reproduit la division, proposée dans ma note sur les *Lotus,* des tanifères en deux systèmes, dont l'un accompagne les faisceaux, dont l'autre est disséminé dans le parenchyme, il partage le second système en idioblastes transitoires et idioblastes définitifs. Les éléments à contenu tanique éphémère ne justifient guère le mot idioblaste, puisque ce sont des cellules ordinaires, se distinguant seulement des cellules assimilatrices par un contenu tanifère plus abondant que dans leurs homologues. Ce n'est pas là un système sécréteur morphologiquement différencié, pas plus que les éléments du bois du *Robinia,* dans lesquels M. Mœller[3] a vu du tanin en été, tandis que Sanio les avait trouvés dépourvus de cette substance pendant le repos hibernal, pas plus que les vaisseaux gorgés de tanin que j'ai observés dans les feuilles des *Scorpiurus vermiculata, Amorpha fruticosa, Glycyrrhiza fœtida, Wistaria Sinensis.*

Avant d'aborder l'anatomie comparée des tanifères, il faut donc, comme nous l'avons fait pour les oxalifères, éliminer les éléments à tanin qui ne peuvent pas servir de base à des rapprochements ou à des divisions naturelles.

M. Kraus[4] distingue des tanins primaires et des tanins secondaires. Cette division a été critiquée. Elle est pourtant assez pratique. Si l'on ne peut pas toujours établir une démarcation tranchée entre les deux catégories, pas plus qu'entre les groupes

1. Tschirch, *Angewandte Pflanzenanatomie,* t. I, p. 475.

2. P. Baccarini, *Sul sistema secretore delle Papilionacee.* (*Malpighia,* vol. IV, Gênes, 1891.)

3. P. Mœller, *Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen der Gerbsäure.* (*Berichte der deutsch. botan. Gesellschaft,* t. VI, 1888.)

4. G. Kraus, *Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffs.* Leipzig, 1889.

analogues adoptés pour les cristaux d'oxalate de chaux, le tanin secondaire se reconnaît à sa fixité et à son insensibilité à des agents qui modifient l'apparition ou le maintien du tanin primaire. Wigand avait découvert des relations étroites entre la production du tanin et de l'amidon. Ces deux produits coexistent, à peu d'exceptions près, dans les mêmes tissus, souvent dans les mêmes cellules. Toutefois, leur développement est plutôt alternatif que simultané. M. Mœller précise cette notion en montrant que l'amidon et le tanin sont directement concordants dans leur apparition comme dans leur disparition. Ainsi les feuilles recueillies le soir contiennent plus de tanin que les feuilles recueillies dans les mêmes conditions le lendemain matin. M. Westermaier[1] trouve plus de tanin dans les parties vertes des feuilles panachées que dans les parties incolores. M. Büsgen[2] rend encore plus sensible l'influence de la lumière sur la production du tanin en plaçant à l'obscurité des portions de tige ou de feuille. Cette action est d'ailleurs indirecte, puisque, en fournissant à des organes développés à l'ombre les matériaux de l'élaboration du tanin, normalement produits par l'action chlorophyllienne, on provoque une notable augmentation du tanin. C'est ce que M. Büsgen a pu constater en plaçant sur une solution de glucose à 10 p. 100 et à l'obscurité des feuilles ou fragments de feuille développés à l'ombre, tandis qu'il n'obtenait rien de pareil en plaçant dans les mêmes conditions les feuilles sur de l'eau pure. D'après MM. Kraus et Büsgen, le tanin primaire est seul sujet à ces variations sous l'influence de la lumière.

Wigand avait montré que le tanin atteint son maximum aux périodes de la plus grande activité et que les tissus les plus actifs en sont le siège de prédilection. M. Bokorny[3], à son tour, constate, chez l'*Echeveria*, la principale localisation du tanin dans les

1. Westermaier, *Neue Beiträge zur Kentniss der physiol. Bedeutung des Gerbstoffs in den Pflanzengeweben.* (*Sitzungsber. der Akad. der Wiss. zu Berlin.* 1887.)

2. Büsgen, *Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffs in den Pflanzen.* (*Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften.* Bd. XXIV, 1889.)

3. Bokorny, *Notiz über das Vorkommen des Gerbstoffs.* (*Berichte der deutsch. botan. Gesellschaft,* t. VII, 1890.)

cellules de la tige ou de la feuille qui sont en même temps les plus riches en matières albuminoïdes. Il voit là un argument en faveur d'une relation génétique entre les albuminoïdes et le tanin. Le tanin primaire est donc en rapport avec les processus de l'assimilation.

Admettons que toutes ces preuves physiologiques établissent une démarcation suffisamment tranchée entre les tanins primaire et secondaire. Il n'en restera pas moins évident que, dans la pratique, on ne peut soumettre chaque cas particulier à une expérimentation analogue à celles qui viennent d'être rappelées. Si l'on veut introduire en taxinomie l'emploi des caractères fournis par les tanins, il faut donc, à défaut de distinction facile entre le tanin fixe et le tanin variable, trouver le moyen de séparer les tanifères des cellules ordinaires chargées de tanin.

Wigand reconnaît quatre types de cellules, d'après le développement du tanin. Dans le premier, il n'y a jamais de tanin; dans le deuxième, le tanin disparaît définitivement à une certaine période ; dans le troisième, le tanin reste stationnaire ; dans le quatrième, le tanin paraît et disparaît périodiquement au cours de l'année.

Quand les cellules contiennent le tanin d'une façon permanente, ou renouvellent continuellement leurs pertes, quand elles répondent, en d'autres termes, au troisième et au quatrième type de Wigand, elles sont spécialement adaptées au rôle d'accumulateur de cette substance et, par suite, elles prennent fréquemment une structure propre, ou tout au moins se distinguent par une localisation bien nette dans les points de la feuille prédestinés à emmagasiner le tanin. Ces deux catégories répondent assez bien à ce que nous devons entendre par tanifères.

La notion du *tanifère* avait donc été entrevue dans les premiers travaux synthétiques concernant cette sorte de sécrétion ; elle ressort plus ou moins nettement des Mémoires de Wigand et de M. Trécul. Depuis lors, elle s'est obscurcie, les recherches analytiques ayant plutôt porté sur les tanins eux-mêmes, considérés au point de vue chimique et surtout au point de vue physiologique. Le côté morphologique de la question ne pouvait être indéfiniment oublié. M. de Lanessan en indiquait l'intérêt, quand il

disait, à propos des réservoirs à tanin des Rosacées et des Légumineuses : « L'histoire de ces organes n'est encore que fort incomplète et devra être reprise en entier[1]. » Le moment était venu d'entreprendre cette étude. Comme il arrive souvent pour des objets longtemps négligés, les tanifères vont provoquer simultanément une série de recherches. En effet, ma note sur les *Lotus* était à peine publiée, que M. Baccarini s'empressait de communiquer les résultats de ses observations sur d'autres Papilionacées et un peu plus tard je traçais[2] à grands traits les principales données que les tanifères fournissent sur la filiation des représentants de la famille. C'est le même sujet que je dois développer ici avec plus de détails.

B. *Anatomie générale.* — Ainsi que l'a observé Wigand, pas un organe, pas un tissu n'est incompatible avec le développement du *tanin*. On peut en dire autant des *tanifères*. Le même savant signalait les cellules épidermiques et certaines cellules de l'écorce primaire comme propres à contenir le tanin permanent, le liber et le bois comme prédisposés au dépôt du tanin renouvelable. D'après Sanio[3] le tanin manque toujours aux cellules oxalifères, aux cellules organisées en liège, aux fibres libériennes, aux tubes cribreux, presque toujours à l'arc générateur intrafasciculaire, aux vaisseaux et aux diverses sortes de fibres ligneuses. On le trouve fréquemment dans l'épiderme, dans les cellules-mères du liège, dans le phelloderme, dans l'écorce primaire, dans le parenchyme libérien, les rayons médullaires, le cambiforme, le parenchyme ligneux, dans l'étui médullaire et les cellules persistantes de la moelle. En un mot le tanin se loge dans les divers parenchymes, mais manque généralement aux éléments prosenchymateux, ainsi qu'aux cellules très différenciées en vue d'une autre fonction. En cela le tanin se comporte à peu près comme l'oxalate de chaux. Il y a pourtant une différence. Le dépôt des cristaux est antagoniste du rôle aquifère, puisqu'il suppose une certaine

1. De Lanessan, *Histoire naturelle médicale,* t. I, p. 426, 1879.

2. Vuillemin, *Sur l'Évolution de l'appareil sécréteur des Papilionacées.* (*Bulletin de la Soc. botanique de France,* t. XXXVIII, p. 193, 1891.)

3. Sanio, *Einige Bemerkungen über den Gerbstoff und seine Verbreitung bei den Holzpflanzen.* (*Botan. Zeitung,* t. XXI, 1863.)

concentration du contenu cellulaire. Au contraire, le dépôt de tanin en est synergique, car un contenu tanique possède un effet protecteur aussi efficace et même parfois plus avantageux que l'eau. Il en résulte que les cellules différenciées comme réservoirs d'eau tendent à s'organiser comme tanifères.

L'épiderme, si souvent aquifère, devient directement tanifère, sans subir ces transformations spéciales qui accompagnent généralement, dans les éléments épidermiques, le rôle de réservoirs à oxalate. C'est ce que l'on voit dans l'épiderme du limbe chez le *Trifolium agrarium,* dans beaucoup de pétiolules. L'épiderme de diverses parties de la feuille devient çà et là tanifère au contact des réservoirs corticaux chez les *Bonjeanea, Amorpha, Wistaria,* etc. Mais cette localisation ne s'est pas fixée.

A un degré plus avancé de l'évolution, un commencement de spécialisation des deux systèmes s'est opéré, et le tanin, cédant à l'adaptation palingénique de l'épiderme au rôle aquifère, s'est accumulé dans des régions fréquemment organisées comme réservoirs d'eau, mais moins indispensables à cet usage. La première assise de l'écorce, l'exoderme, est devenue un des sièges habituels du dépôt des composés taniques, de même qu'elle forme souvent un renforcement à la nappe humide qui enveloppe le membre. Rempli de tanin, l'exoderme continue à jouer le rôle des cellules riches en eau. Il assure même une protection plus efficace contre l'excès de la radiation sans entraver le fonctionnement de la chlorophylle. Grâce à sa coloration brune, le tanin absorbe presque totalement la région la plus réfrangible du spectre, sans modifier les rayons les plus utiles. Cette disposition avantageuse s'est maintenue, avec quelques modifications secondaires, pour s'adapter plus parfaitement aux conditions d'existence des plantes des stations arides.

Chez des espèces voisines, l'exoderme se montre, ici aquifère, là tanifère, tout en gardant des éléments de même forme dans les deux cas. Les travées qui, s'étendant des faisceaux à l'épiderme, divisent en compartiments le parenchyme vert, sont généralement aquifères, parfois tanifères (*Anthyllis genistæ*). Les grosses cellules tanifères interposées aux palissades des *Ornithopus perpusillus, O. compressus* sont remplacées, chez l'*Ornithopus ebrac-*

teatus (fig. 178), par des éléments semblables, mais à contenu pauvre en chlorophylle et riche en eau. Ailleurs un même système partage ses cellules entre les fonctions aquifère et tanifère. C'est ce qu'on voit dans la nappe de grandes cellules occupant le plan moyen du limbe chez le *Psoralea lathyrifolia* (fig. 179), l'*Anthyllis Barba-Jovis*.

L'appareil aquifère est donc prêt à accumuler, sans différenciation spéciale, les substances taniformes. Il fait aussi facilement retour à la fonction de simple réservoir d'eau. Il en résulte que les éléments à tanin qui s'y localisent varient volontiers d'une espèce à l'autre. Bien que les tanifères épidermiques en particulier soient permanents dans une espèce donnée, comme l'a déjà observé Wigand, ils gardent une valeur taxinomique d'ordre inférieur chez toutes les Papilionacées.

L'appareil à tanin du tissu fondamental, que j'appellerai, pour abréger, *tanin fondamental,* n'est guère supérieur à celui de l'épiderme. Cela tient à ce que le tanin peut s'y déposer dans le suc cellulaire, soit des cellules ordinaires, soit des cellules aquifères, sans imprimer à celles-ci de caractères morphologiques définis, et en disparaît aussi aisément qu'il s'y est montré. Pourtant quand, chez tous les représentants d'une longue lignée, le tanin fondamental se maintient dans une zone fixe, les cellules prennent la valeur d'idioblastes et leur caractère, devenu palingénique, acquiert une haute importance.

Deux de ces localisations sont surtout notables; elles appartiennent l'une et l'autre au limbe. Je n'ai rien trouvé de comparable dans les pétioles. La première est la localisation *exodermique* (fig. 181, 183). Sous l'épiderme ventral, les tanifères intercalés aux palissades prennent eux-mêmes une forme allongée, conique ou cunéiforme, mais s'opposent aux cellules assimilatrices par des dimensions supérieures. Ils sont plus larges et plus longs. Dans le cas où la couche palissadique se divise en plusieurs assises, les cellules à tanin échappent à ce clivage et égalent en hauteur deux ou trois cellules vertes. Ou bien elles se multiplient au point d'occuper tout l'exoderme et alors cette nappe tanifère se distingue du parenchyme sous-jacent par la macrocytie. Dans l'exoderme dorsal, les cellules sont rarement palissadiques ; elles

affectent la forme de rhomboèdres tronqués pour circonscrire les méats et surtout de grandes cellules étoilées très différentes des éléments verts du parenchyme spongieux.

La seconde localisation concerne une nappe profonde située dans le plan des faisceaux du limbe ou un peu plus près de la face dorsale, *dans l'épaisseur du tissu lacuneux* (fig. 178-180).

Dans ces deux cas, la région tanifère contracte des relations directes avec les faisceaux. La nappe moyenne se relie directement à l'endoderme qui forme autour des nervures la gaîne parenchymateuse de Haberlandt. Quand les tanifères de l'exoderme se touchent, ils forment un système confinant aux faisceaux ; car la gaîne des grosses nervures au moins est en contact avec les deux exodermes. Les petits faisceaux y touchent également, soit par l'allongement des tanifères ventraux à travers deux ou trois couches vertes, soit par l'existence de ponts tanifères allant de l'endoderme à l'exoderme (fig. 183). Chez l'*Anthyllis Chilensis*, la communication est double ; car il existe à la fois un système profond situé dans le plan des faisceaux, des systèmes exodermiques et des traits d'union entre les deux (fig. 180).

Quand la nappe exodermique est discontinue, le tanin n'a qu'un faible trajet à effectuer pour passer d'un réservoir à l'autre. La disposition rayonnante des cellules palissadiques autour des cellules collectrices permet aux produits amenés par les faisceaux d'arriver sans grand obstacle à l'exoderme. Le ralentissement du courant, résultant de l'élargissement du conduit, prédispose le lac exodermique à recevoir les dépôts. La disposition qui, d'après M. Haberlandt, accélère l'entraînement des produits du parenchyme vers les faisceaux, facilite aussi le transport des substances sorties des faisceaux vers la périphérie, leur stagnation et leur emmagasinage dans l'exoderme. J'ai signalé, chez l'*Ebenus laguroides*, un fait démontrant que le parenchyme hérite du rôle conducteur des tanifères, quand ceux-ci ne sont pas assez allongés pour unir les faisceaux aux cellules sécrétrices. Sur une même coupe du limbe de cette espèce, les cellules assimilatrices du parenchyme intermédiaire de la moitié dorsale étaient assez riches en tanin pour se colorer nettement par des réactifs appropriés, tandis que sur la même coupe, le parenchyme ventral, drainé par

les tanifères coniques qui atteignent la zone des faisceaux, restait incolore (fig. 181).

Ces diverses remarques nous montrent les matériaux de l'élaboration des tanins comme étant amenés à leurs réservoirs par la voie des faisceaux. Les tissus actifs en seraient débarrassés de la façon la plus prompte, si le dépôt s'effectuait dans les faisceaux eux-mêmes. Mais, au début de l'évolution de l'appareil il n'y a, dans le bois, le liber ou le péridesme aucun élément susceptible de remplir le rôle de réservoir à tanin et c'est d'abord le plus loin possible des éléments conducteurs que les tanifères se montrent. Une différenciation spéciale est nécessaire pour que les tanifères deviennent desmiques. Il en résulte que cette dernière localisation marque un degré supérieur dans l'évolution de l'appareil, et, par suite, les tanifères des faisceaux se maintiennent avec plus de ténacité et deviennent plus palingéniques que ceux du tissu fondamental. Le même motif nous a rendu compte de la valeur des oxalifères épidermiques. La fixité relative de certains types de tanifères fondamentaux s'explique d'abord par les relations suffisantes qu'ils ont contractées avec les faisceaux et en outre par une adaptation au rôle protecteur, particulièrement nette dans la nappe exodermique.

Les principales dispositions des systèmes tanifères desmiques ont été décrites par M. Trécul. Bien qu'à l'époque où parut le Mémoire de M. Trécul l'écorce fût confondue sous le même nom que le liber et à plus forte raison que le péricycle, la localisation des éléments sécréteurs y est assez nettement indiquée pour qu'on puisse l'exprimer conformément à la nomenclature actuelle. D'après M. Trécul, les tanifères que je rapporterai aux faisceaux sont : ou bien extralibériens, c'est-à-dire appartenant à la zone externe du péricycle (sous ce nom se rangent également des tanifères réellement corticaux) ; ou bien en série de chaque côté des faisceaux libériens, ce qui signifie : situés sur les flancs du péricycle ; ou bien épars ou groupés sous les faisceaux du liber ; cette dernière catégorie a été subdivisée par M. Baccarini, selon que les idioblastes sont adossés à la face interne des massifs fibreux, séparés de ceux-ci par une couche d'éléments mous ou intercalés aux tubes cribreux. M. Trécul a fait également connaître des cel-

lules tanifères médullaires, mais en ayant soin de remarquer leurs connexions avec les faisceaux. Les unes sont opposées aux faisceaux, les autres sont entre les parties des cordons vasculaires saillantes dans la moelle, soit sur les côtés de ces cordons, soit vers le milieu de l'espace qui les sépare. Enfin des tanifères sont épars dans la moelle et sans rapports fixes avec les faisceaux.

Il y a fort peu de chose à ajouter à cette description de M. Trécul. Les tanifères médullaires, opposés aux faisceaux ou alternes avec les pointes ligneuses, sont avec le bois dans le même rapport que les tanifères péricycliques, extérieurs ou latéraux, sont avec le liber. Ils appartiennent au péridesme. Les limites du péridesme à l'égard de la moelle étant fort obscures, faute de cette division du travail qui différencie clairement le péricycle à l'égard de l'écorce, la distinction entre les tanifères péridesmiques internes et les tanifères de la moelle proprement dite est parfois impossible à établir.

Les divers systèmes tanifères ne sont pas également répandus dans toutes les parties de la feuille. Le limbe, qui se distingue d'une façon générale par la complication du parenchyme, est le lieu d'élection des tanifères fondamentaux. Il n'y en a que dans le tissu fondamental du limbe chez l'*Anthyllis montana*. Le rachis, qui tient, à plus d'un titre, à la structure caulinaire, donne les meilleures indications sur le tanin desmique. Dans le limbe, une partie seulement des faisceaux est accompagnée de tanifères. Encore ceux-ci sont-ils moins développés que leurs homologues du rachis. Les systèmes desmiques du rachis sont eux-mêmes une reproduction souvent incomplète de ceux de la tige. On serait tout d'abord porté à n'y voir qu'un prolongement direct, une sorte de trace des tanifères de la tige dans la feuille.

Et, en effet, chez le *Lotus Creticus*, où les faisceaux de la tige possèdent un système péricyclique latéro-dorsal, les mêmes tanifères accompagnent le faisceau médian du rachis jusqu'au départ des stipules secondaires et se terminent en pointe un peu plus haut, sauf à reparaître sous forme de cellules isolées dans le reste du parcours du rachis. Les faisceaux latéraux perdent leurs tanifères au moment où se détachent les rameaux destinés aux stipules. Chez le *Lotus lanuginosus*, les tubes latéro-dorsaux du péricycle

accompagnent le faisceau médian seul et s'éteignent avant d'avoir atteint l'anastomose supra-vaginale.

Ailleurs, c'est, au contraire, le système caulinaire qui semble être une trace des tanifères rachidiens. Le *Physanthyllis tetraphylla* offre une structure bien conforme à cette hypothèse. Dans le limbe, à la face ventrale de la nervure médiane, tout contre la pointe des vaisseaux, des cellules tanifères 3 à 8 fois plus longues que larges, forment d'une à trois files qui s'avancent presque jusqu'au sommet de la foliole terminale, moins loin dans les folioles plus petites. La décroissance est en raison de la taille des folioles, non de leur situation. Ce système se prolonge par une file ininterrompue à travers le pétiolule impair, mais se termine à la partie supérieure du pétiolule des autres folioles, ou même ne l'atteint pas. Dans le rachis, la nervure médiane a toujours son péridesme ventral occupé par 3-5 files, qui continuent, par l'intermédiaire du pétiolule, les files de la nervure médiane de la foliole terminale et se terminent en pointe, tantôt au nœud même sans pénétrer dans la tige, tantôt à la partie supérieure de l'entre-nœud. Parfois ces files tanifères, exactement superposées aux faisceaux foliaires de la tige, traversent un ou deux entre-nœuds. Selon l'importance des feuilles, des files semblables font défaut aux faisceaux latéraux ou se retrouvent, soit continues, soit réduites à quelques cellules éparses, sur la face ventrale des faisceaux les plus rapprochés du médian. Le système péricyclique latéro-dorsal, absent de la tige, fait aussi défaut à la feuille. Comme tanifères desmiques, la tige n'a, éventuellement, qu'un système péridesmique ventral, limité aux faisceaux foliaires et se comportant absolument comme une trace du système de la feuille.

Le système appliqué à la face ventrale des faisceaux, chez l'*Ornithopus ebracteatus,* est aussi réduit, dans la tige, à un prolongement du système homologue du faisceau médian rachidien. Le faisceau médian du rachis possède 1-3 files tanifères à la pointe de son bois. Celles-ci se continuent dans la moelle de la tige sur une longueur un peu supérieure à un entre-nœud, en sorte qu'on voit simultanément, sous le nœud, deux cordons tanifères qui s'échapperont successivement. Le système tanifère médullaire de la tige est réduit à cette trace.

Chez le *Coronilla scorpioides*, les tanifères de la tige sont encore limités aux faisceaux foliaires et disposés à droite et à gauche de la saillie des cordons ligneux dans la moelle. Le même système se continue dans la feuille ; mais à une assez faible distance du nœud, il se termine en pointe dans le rachis. On dirait une courte trace du système caulinaire dans la feuille ; mais l'absence de tubes à tanin contre les faisceaux réparateurs fait plutôt supposer que le système de la tige est une trace d'un système foliaire, survivant à la régression de son générateur, comme les faisceaux des stipules laissent leur trace dans la tige, malgré l'atrophie de la partie exserte.

L'*Ornithopus compressus* a des tubes péridesmiques latéro-dorsaux et ventraux sur le faisceau médian du rachis ; les deux systèmes se prolongent dans l'entre-nœud de la tige qui précède l'insertion. La même trace existe sous les faisceaux latéraux et pourtant ceux-ci n'ont que des tanifères latéro-dorsaux le plus souvent unilatéraux, les tubes ventraux de la tige s'arrêtant au nœud même.

Le système tanifère desmique du *Coronilla coronata* est exclusivement ventral. Il occupe dans la tige la portion de moelle avoisinant les faisceaux sortants vers le sommet de l'entre-nœud. Les faisceaux du rachis ont les mêmes tanifères, mais il n'y a continuité entre les éléments sécréteurs de la tige et de la feuille que pour le faisceau médian, les systèmes des faisceaux latéraux s'interrompant plus ou moins complètement dans la gaîne.

L'*Ornithopus compressus* et le *Coronilla coronata* ont en outre des tanifères appliqués à la face médullaire des principaux faisceaux de la tige, caulinaires ou foliaires, mais au nœud seulement. Leur limite inférieure suit de près le point où les faisceaux sortants ont quitté le cylindre central et ils disparaissent un peu plus haut.

M. Trécul ne signale, en fait de cellules tanifères, chez les *Lotus,* qu'une ou deux séries de chaque côté du faisceau libérien (lisez : de l'arc fibreux du péricycle). Les espèces qu'il prend pour exemples : *Lotus peregrinus, ornithopodioides, Creticus, edulis, Gebelia,* offrent la même localisation dans le rachis. Le *Lotus Jacobæus,* également inscrit sur la liste de M. Trécul, fait

pourtant exception. Les faisceaux du limbe sont accompagnés de séries tanifères, en grande partie, il est vrai, latéro-dorsales, ce qui correspond à leur localisation dans la tige. Mais ils en possèdent en outre sur la face ventrale dans les grosses nervures. Dans le rachis, des files semblables se retrouvent, quoique fort interrompues, vis-à-vis du bois des faisceaux. Il m'a donc paru intéressant d'examiner la tige et j'y ai trouvé dans la moelle quelques cellules à tanin, localisées comme celles des *Ornithopus* et *Coronilla* au voisinage du nœud. On en voit par exemple une, au niveau où les faisceaux latéraux sont parvenus dans l'écorce, trois à la hauteur du départ du faisceau médian. Sans être en aucune façon une trace du système tanifère de la feuille, ces éléments semblent liés au voisinage de la feuille. L'examen de la région moyenne de l'entre-nœud justifie suffisamment la description de M. Trécul.

Avec un appareil tanifère plus diffus, l'*Anthyllis podocephala* éveille aussi l'idée de l'origine foliaire des cellules sécrétrices. Tout l'entre-nœud possède une gaîne tanifère occupant l'endoderme et les assises suivantes. Cette enveloppe, entraînée par les faisceaux sortants, se continue dans la gaîne, si bien qu'au nœud la tige est absolument privée de tanin. Si l'on examine de bas en haut l'entre-nœud supérieur, on voit le tanin reparaître dans l'endoderme au-dessous de la nervure médiane de la feuille suivante, puis progresser de chaque côté pour reconstituer l'étui complet qui sortira au nœud.

A en juger par les apparences, le tanin lié aux faisceaux de la feuille serait parfois une trace du système homologue de la tige. Parfois, au contraire, le système de la tige serait le prolongement direct des tanifères foliaires. Dans d'autres cas les connexions des deux membres influent sur la répartition des tanifères, sans qu'il y ait concordance morphologique entre leurs systèmes respectifs.

Ajoutons que souvent les systèmes de la tige ne sont pas en continuité immédiate avec leurs homologues du rachis. On constate une interruption totale des tanifères desmiques au nœud chez les *Lotus corniculatus, Podostemma hosackioides,* et aussi dans les espèces munies d'un coussinet moteur, telles que l'*Adesmia*

balsamica. La scission est limitée au système latéro-dorsal du péricycle chez l'*Ornithopus ebracteatus,* aux faisceaux latéraux chez le *Coronilla coronata,* au faisceau médian chez le *Bonaveria Securidaca*. Chez cette dernière espèce, dans la zone de passage du médian à la tige, les petites cellules qui entourent la pointe ligneuse et les vaisseaux internes offrent parfois très fortement les réactions du tanin ; en sorte qu'une communication physiologique est établie entre les deux systèmes, sans qu'il y ait différenciation morphologique.

De toutes ces variations se dégage la conclusion suivante : la concordance entre les systèmes tanifères desmiques de la tige et du rachis est une conséquence des ressemblances des deux membres ; chaque système se reproduit dans le rachis avec les mêmes caractères que dans la tige, parce que les conditions de son développement sont les mêmes dans la tige et le rachis et non par suite de la continuité, du moins *actuelle,* des deux systèmes. Par conséquent, *les tanifères desmiques de la feuille constituent un système propre,* méritant d'être étudié à part, bien que sa comparaison avec les systèmes semblables de la tige soit du plus haut intérêt.

Le pétiolule peut être négligé, si l'on connaît le rachis et le limbe. Il ne possède, en fait de tanifères desmiques, que des prolongements généralement incomplets des systèmes homologues des régions qu'il sépare. Son tanin fondamental, outre une grande inconstance dans l'espèce et une variabilité déréglée chez des plantes très voisines, a généralement une répartition diffuse qui permet à peine d'y voir des systèmes anatomiquement définis. Les Papilionacées les plus diverses ont confirmé l'appréciation que j'avais exprimée en 1890 au sujet des *Lotus*.

C. *Anatomie comparée*. — α. *Absence de tanifères*. — Les tanifères différenciés manquent aux Génistées, que nous avons vues privées de tout autre appareil accumulateur, et chez les Galégées-Astragalées, également dépourvues de cristaux et de poils sécréteurs, munies seulement d'émergences nodales.

Aux Génistées incontestées se rattachent, par ce caractère négatif, les *Erinacea, Lupinus, Pleiospora, Lotononis,* y compris le *Lotononis anthylloides* DC., mais à l'exclusion du *Lotononis vil-*

losa Th., le *Heylandia latebrosa,* non les *Hallia.* Le *Cyamopsis psoraloides* se rattache encore, à cet égard, aux Génistées plus étroitement qu'aux *Indigofera.*

Les *Astragalus, Oxytropis, Phaca, Biserrula, Colutea* sont dépourvus de tanifères comme d'oxalifères. A cette liste doivent s'ajouter encore les *Galega, Sutherlandia, Caragana,* etc., qui ont des cristaux, mais non des tanifères. Les *Halimodendron,* avec leur appareil tanifère inférieur, forment le trait d'union entre les Galégées précédentes et celles qui ont à la fois des oxalifères et des tanifères bien définis.

La section *Chronopodium* du genre *Astragalus,* ainsi que l'*Astragalus lotoides* sont privés de tanin comme leurs congénères; mais l'*Astragalus hosackioides* s'en éloigne à cet égard aussi bien que par la présence des cristaux. L'absence de tanin est commune aux *Ammodendron* et aux *Astragalus ;* mais les rapports des deux genres ne vont pas plus loin. Pour le *Pseudosophora alopecuroides* au contraire, elle concorde avec un ensemble de caractères de structure rappelant les Astragalées. Le *Requienia obcordata* renferme des cristaux et pas de tanin ; mais il ne saurait être séparé des Galégées à tanin, car il possède, dans les compartiments circonscrits par les nervures du limbe, des cellules à latex correspondant aux tanifères du *Tephrosia Virginica.* Le cas du *Requienia* n'est qu'une exagération de ce qui s'observe, d'après M. Trécul, dans une autre Galégée. Le *Sesbania* a en effet des tubes laiteux-tanifères dans l'écorce, dans le liber et autour de la moelle.

Les tanifères font encore défaut à des groupes constamment munis d'oxalate de chaux. Telles sont les Trifoliées et les Viciées, y compris les formes aberrantes de ces deux tribus, telles que les genres *Ononis* et *Cicer.* Ce n'est pas à dire que les feuilles des Trifoliées ne renferment jamais de tanin. Je dis seulement que les cellules qui en contiennent sont dépourvues de différenciation propre ou bien présentent seulement les formes inférieures de l'appareil sécréteur. Ainsi le *Trifolium agrarium* renferme une nappe tanifère dans l'épiderme du limbe. Les cellules de cette région ne diffèrent pas des éléments aquifères des autres espèces. M. Baccarini indique des tubes à tanin dans le liber du *Melilotus*

alba. Mais il a soin de nous apprendre que cette espèce appartient à une série de plantes dans lesquelles « l'activité sécrétrice de ces éléments est à son minimum, au point que la réaction du tanin est très faible ou nulle ». C'est sans doute ce qui explique que je n'aie pas réussi à déceler le tanin dans des exemplaires de *Melilotus alba* développés spontanément aux environs de Nancy, ni dans ceux du jardin botanique, ni dans plusieurs échantillons d'herbier. Une telle inconstance n'existe qu'aux degrés inférieurs de l'évolution de l'appareil tanifère. Comme, d'autre part, je n'ai distingué aucun élément différencié, susceptible d'être assimilé à des cellules sécrétrices, même en l'absence de sécrétion appréciable, je suis porté à croire que les tubes signalés par M. Baccarini sont des cellules ordinaires riches en tanin, mais insuffisamment évoluées pour mériter le nom d'idioblastes.

Un seul genre rattaché aux Trifoliées se distingue par un puissant appareil tanifère : c'est le *Parochetus*, celui-là même que nous avons vu s'opposer aux autres membres de la tribu par le défaut d'oxalate de chaux. Si l'on considère que c'est parmi les Papilionacées un exemple presque unique de plante privée de cristaux et munie de tanifères hautement spécialisés, on sera porté à supposer une substitution d'un système sécréteur à un autre. Le *Parochetus* n'en est pas moins une Trifoliée absolument exceptionnelle par son appareil sécréteur comme par ses stipules. La localisation différente du tanin et l'absence de cristaux éloignent aussi le *Parochetus* des Phaséolées parmi lesquelles de Candolle l'avait rangé.

Les Phaséolées sont ordinairement munies de tanifères. Mais ce système dégénère souvent par suite de la substitution du latex au produit de sécrétion habituel. M. Trécul a constaté, chez l'*Apios tuberosa*, l'existence d'un suc tanifère dans les tubes qui sont à la périphérie de la moelle, ainsi que dans d'autres cellules éparses au milieu de la moelle et de l'écorce, tandis que le suc est laiteux dans les tubes du liber. J'ai retrouvé la même répartition dans la feuille. Le *Lablab vulgaris* a des éléments sécréteurs localisés comme ceux de l'*Apios*. Tous contiennent du tanin ; mais dans les tubes libériens, cette substance est plus ou moins mélangée à un produit granuleux analogue à du latex. L'altération

du système tanifère va jusqu'à sa disparition complète chez quelques *Soja* et *Clitoria* ou à sa persistance dans la fleur seulement.

Les tanifères sont très développés parmi les Hédysarées. Ils disparaissent complètement, aussi bien que l'oxalate, chez certains *Myriadenus,* en présence du développement énorme des glandes résineuses.

Constante chez la plupart des Lotées et Coronillées, l'existence des tanifères ne s'est pourtant fixée qu'au début de l'évolution du phylum. Le tanin fait défaut dans le genre *Hymenocarpus,* et, chez les *Anthyllis,* il est inconstant et limité aux éléments qui caractérisent les stades inférieurs de l'évolution de l'appareil. Il manque totalement aux feuilles des *Anthyllis polycephala, Tejedensis, Vulneraria,* y compris les variétés *rubriflora, hirsutissima, Allionii, polyphylla, coccinea,* des *A. arundana, Cornicina, hamosa.* La variété *maritima* de l'*A. Vulneraria* possède quelques cellules à tanin dans le parenchyme du limbe; mais tous les exemplaires n'en sont pas munis. L'*A. lotoides* diffère à peine des autres représentants de la section *Cornicina :* tantôt il est dépourvu de tanin, tantôt il en contient en faible proportion dans des palissades ordinaires. Ces deux dernières espèces marquent donc un acheminement vers l'organisation d'un appareil tanifère et cette tendance se réalise à divers degrés dans le reste du genre.

β. *Présence des tanifères. — Les deux principaux systèmes.* — D'après leur répartition, les tanifères de la feuille, comme les oxalifères, répondent à deux grandes catégories, selon qu'ils sont *desmiques* ou *fondamentaux.* Les remarques suggérées par l'anatomie générale de l'appareil nous ayant révélé que les systèmes liés aux faisceaux marquent un degré plus avancé de l'évolution que les systèmes répandus dans l'écorce ou dans la moelle, se maintiennent avec plus de fixité que ceux-ci et s'élèvent à une plus haute dignité taxinomique, nous suivrons l'ordre inverse de celui qui convenait à la description des cristaux.

Les tanifères sont exclusivement fondamentaux chez les *Anthyllis,* bien qu'ils soient assez évolués dans certaines espèces, pour contracter des rapports fixes avec les faisceaux, en se logeant soit dans l'endoderme dorsal, soit au voisinage du bois. Chez l'*Anthyllis Chilensis* et surtout chez le *Cytisopsis dorycnii-*

folia, certains tanifères sont même inclus dans les éléments des faisceaux. On retrouve les tanifères fondamentaux seuls chez les *Helminthocarpum Abyssinicum, Tephrosia Virginica, Halimodendron argenteum*.

Plus fréquemment le tanin fondamental manque aux feuilles pourvues de systèmes desmiques. Il fait défaut chez les *Lotus glaucus, Michauxianus, Gebelia, lanuginosus, Delorti, sulphureus, Ægeus, Lancerottensis, Delestrei*. On est frappé de ses variations désordonnées chez des plantes voisines. Très puissant chez le *Lotus Creticus* type, il est nul dans la variété *viridescens*. Développé au plus haut point chez le *Lotus corniculatus* type, il est très réduit dans la variété *glacialis*, absent des variétés *crassifolius, Alpinus*, extrêmement abondant chez le *L. uliginosus*, rudimentaire chez le *L. villosus*, nul chez le *L. tenuis*, ces trois dernières plantes étant, elles-mêmes, à peine spécifiquement distinctes du *L. corniculatus*.

Les *Psoralea* n'ont pas de tanin fondamental, excepté le *Ps. lathyrifolia* qui, par là, se rapproche des *Hallia*, dont il diffère d'ailleurs, comme de ses congénères, par l'absence de nodules sécréteurs épidermiques.

Ajoutons qu'en raison de la variabilité mentionnée plus haut, le tanin fondamental fait défaut à certains exemplaires d'espèces qui en sont généralement pourvues.

Dans la majorité des Papilionacées appartenant aux tribus tanifères, les cellules accumulatrices existent à la fois dans le tissu fondamental et dans le faisceau.

γ. *Tanifères fondamentaux*. — *Pétiolule*. — Le pétiolule manque de tanin chez la plupart des *Anthyllis* munis de tanifères fondamentaux dans les autres parties, tels que les *A. cytisoides, sericea, Henoniana, podocephala, montana*. Il en existe chez les *A. genistæ, Dorycnopsis Gerardi, Physanthyllis tetraphylla*. Chez l'*Helminthocarpum Abyssinicum* le tanin occupe l'exoderme ou fait défaut. Il est bien plus développé chez le *Bonjeanea recta*, car le tanin occupe, outre les deux ou trois assises extérieures, diverses cellules plus profondes, héritières des propriétés sécrétrices de l'endoderme et des faisceaux des autres portions de la feuille. On en trouve aussi chez les *Dorycnium suffruticosum*,

Tetragonolobus siliquosus, T. purpureus, les *Lotus edulis, ornithopodioides, peregrinus, uliginosus, hispidus, anthylloides, pusillus, commutatus, decumbens, lamprocarpus, parviflorus, suaveolens, angustissimus, diffusus, odoratus, glinoides, macranthus, nummularius, Wrangelianus.* Il manque d'ordinaire au *Lotus corniculatus* type, sauf dans les exemplaires robustes. Il est peu développé, souvent nul chez les *Lotus Jacobæus, canescens, halophilus, Creticus, Salzmanni, Arabicus.* Le tanin fondamental du pétiolule existe encore chez les *Hosackia glabra, Coronilla varia;* il occupe la plupart des cellules de l'écorce chez l'*Hammatolobium lotoides,* tandis qu'il dépasse peu l'exoderme chez le *Ludovicia Kremeriana.*

Rachis. — L'écorce du rachis est plus souvent tanifère que l'écorce du pétiolule, sans avoir beaucoup plus d'importance taxinomique. Les tanifères corticaux du rachis existent chez les *Anthyllis cytisoides, genistæ, Hermanniæ, Barba-Jovis, Henoniana, podocephala, maritima, Chilensis, Cytisopsis dorycniifolia, Physanthyllis tetraphylla, Helminthocarpum Abyssinicum, Bonjeanea recta, B. hirsuta, Dorycnium suffruticosum,* les *Lotus edulis, uliginosus, hispidus, anthylloides, Creticus, Salzmanni, commutatus, decumbens, lamprocarpus, parviflorus, suaveolens, angustissimus, diffusus, odoratus, glinoides, nummularius, Wrangelianus.* Le *Lotus corniculatus* offre la même inconstance à cet égard qu'au sujet du tanin du pétiolule. Les tanifères rachidiens présentent aussi des variations chez le *Coronilla varia* où ils sont surtout abondants dans la gaîne. Ils sont bien développés chez les *Hosackia glabra, H. crassifolia, Coronilla minima, C. coronata, Hammatolobium lotoides, Ludovicia Kremeriana,* etc.

Les *Anthyllis cytisoides, A. genistæ, Helminthocarpum Abyssinicum* ont dans la tige des tanifères médullaires dont la situation est peu définie par rapport aux faisceaux. Dans le rachis, on trouve des éléments ayant les mêmes relations avec le bois ; mais ils ont une origine différente, car, au lieu de continuer les tanifères de la moelle, ils proviennent d'un reploiement de l'arc sécréteur qui revêt la face dorsale des faisceaux rachidiens. Ce dernier arc contracte d'étroites relations avec les cordons con-

ducteurs. Pour fixer les idées, je vais décrire sa manière d'être chez l'*Anthyllis cytisoides*, en le suivant à partir de la tige.

Dans la tige de l'*A. cytisoides*, les cellules de l'endoderme et un grand nombre de la seconde, parfois de la troisième assise interne de l'écorce sont grandes et tanifères. L'exoderme est uniformément composé de cellules tanifères assez petites. Au nœud, la couche tanifère de l'exoderme se continue sous l'épiderme dorsal de la gaîne foliaire et se trouve interrompue dans la tige jusqu'au delà du départ du bourgeon. La nappe tanifère se complète par extension des deux bords de la solution de continuité et envahit de même la face ventrale de la gaîne foliaire. Le tanin exodermique se maintient dans tout le rachis, manque au pétiolule, reparaît sous forme de cellules, isolées et courtes sur la face ventrale, anastomosées en réseau sur la face dorsale dans les exodermes du limbe, sans interruption, même au niveau des grosses nervures.

Chacun des trois faisceaux se coiffe d'un arc de la couche tanifère endodermique de la tige. Il y a donc trois interruptions, qui souvent confluent en une seule, dans le cercle tanifère de la tige. Les trois arcs endodermiques renforcés par les tanifères corticaux de la gaîne se rejoignent en un grand arc extérieur aux faisceaux. Cet arc s'étend en dehors et sur le ventre des faisceaux latéraux. Puis la portion du grand arc correspondant à l'intervalle des arcs partiels envoie des prolongements entre les faisceaux et ces prolongements se rejoignent sur la face ventrale. Les faisceaux sont alors encastrés dans une gangue tanifère occupant tout le milieu des tissus de la gaîne.

L'abordage des faisceaux par le tanin fondamental est plus direct encore chez l'*Anthyllis Chilensis* et le *Cytisopsis dorycniifolia*. Dans la tige, les tubes médullaires arrivent au contact des faisceaux; parfois même quelques cellules de parenchyme ligneux deviennent tanifères par contiguité. Dans le rachis, outre un système occupant presque tout l'exoderme des deux faces et s'étendant aux assises suivantes, on voit deux ou trois assises tanifères à partir de l'endoderme dorsal et encore une ou deux, parfois interrompues, contre la face ligneuse des faisceaux. En outre une ou deux assises tanifères, étendues dans la région moyenne

du rachis, relient les gaînes des faisceaux. Il arrive même parfois, chez le *Cytisopsis dorycniifolia,* que les tanifères s'insinuent entre les péricycles et sont enclavés, sur certaines coupes, entre les arcs fibreux confluents. Chez les autres *Anthyllis* mentionnés, l'exoderme est parfois privé de tanin (*A. Barba-Jovis, A. Henoniana*), mais l'endoderme en possède constamment une couche dense, qui semble fonctionner comme un système desmique sauf le cas de l'*A. maritima* qui mène directement aux *Anthyllis* privés de tanin.

Limbe. — Les tanifères sont épars à diverses profondeurs du limbe, de même forme que les cellules ambiantes ou arrondis ; ils sont isolés chez l'*Anthyllis maritima,* les *Lotus edulis* et *pusillus,* en petits îlots chez les *Lotus halophilus, Arabicus,* où ils peuvent aussi être isolés. Chez les *Lotus Conimbricensis* et *glaberrimus,* les îlots font souvent défaut ou se localisent surtout du côté dorsal ; chez le *Lotus villosus,* les îlots assez lâches ne sont pas éloignés de l'épiderme inférieur ; chez l'*Hosackia crassifolia,* les *Coronilla coronata* et *minima,* ils sont un peu allongés dans les deux exodermes ; chez l'*Ornithopus compressus,* ils tendent à se localiser dans cette dernière région.

Les tanifères abondent dans les deux exodermes du limbe sans y prendre franchement la forme de palissades, chez l'*Anthyllis cytisoides.* Ils forment des palissades sensiblement égales sur les deux faces chez les *Anthyllis Chilensis* (fig. 180) et *Cytisopsis dorycniifolia,* un peu plus allongées dans l'exoderme ventral chez l'*Anthyllis genistæ* (fig. 183). Les palissades tanifères sont moins serrées dans les deux exodermes des *Scorpiurus.*

Dans les limbes franchement bifaciaux, les deux exodermes sont fréquemment tanifères, bien que leurs éléments soient différents. Pourtant, quand les palissades à tanin sont rares et peu différenciées, par exemple dans l'exoderme ventral chez les *Lotus canescens, cytisoides, parviflorus, leucanthus, Ornithopus perpusillus,* on ne trouve pas du tout de tanifères dans l'exoderme dorsal. Il en est de même chez le *Physanthyllis tetraphylla,* malgré l'abondance des palissades à tanin ; mais l'exoderme dorsal est suppléé dans ses fonctions accumulatrices par des éléments de la couche suivante du parenchyme spongieux. Le *Dorycnopsis Ge-*

rardi offre les deux systèmes exodermiques, développés surtout dans la partie supérieure du limbe; dans un exemplaire de *Dorycnopsis onobrychoides*, le système accumulateur était limité au sommet de la foliole; quoique les tanifères ventraux y fussent assez serrés, l'exoderme dorsal était totalement privé de tanin.

Chez toutes les espèces suivantes, les deux exodermes du limbe à la fois renferment des tanifères. Dans l'exoderme ventral, ce sont des cellules courtes, isolées, se serrant seulement sur la nervure médiane chez les *Anthyllis cytisoides, A. genistæ,* plus allongées et plus franchement palissadiques chez les *Helmintho-carpum Abyssinicum, Bonjeanea recta, B. hirsuta, Dorycnium suffruticosum, Tetragonolobus siliquosus, T. purpureus,* les *Lotus corniculatus, hispidus, uliginosus, ornithopodioides, pere-grinus, anthylloides, Creticus, Salzmanni, commutatus, lam-procarpus, decumbens, suaveolens, angustissimus, diffusus, odoratus, nummularius, Wrangelianus,* les *Coronilla varia, Ornithopus ebracteatus, Hammatolobium lotoides.*

Dans l'exoderme dorsal, c'est un réseau serré chez les *Anthyllis cytisoides, A. genistæ, Helminthocarpum Abyssinicum, Bon-jeanea recta, B. hirsuta, Dorycnium suffruticosum*. Les cellules étoilées se groupent en fragments de réseau dans les comparti-ments des nervures chez les *Tetragonolobus siliquosus* et *pur-pureus*.

Un grand nombre de *Lotus* présente aussi un réseau continu, passant même sous les nervures. Tels sont les spécimens très robustes du *Lotus corniculatus,* les *L. uliginosus, hispidus, anthylloides, commutatus, lamprocarpus, decumbens, suaveo-lens, angustissimus, diffusus, nummularius, Wrangelianus.* Tantôt les cellules sont peu irrégulières et forment des nappes interrompues seulement par les boutonnières circonscrivant les chambres à gaz. Cette disposition est particulièrement nette chez le *L. commutatus*. Les rayons des tanifères sont assez courts chez le *L. decumbens* pour que la couche devienne parfois presque continue. La disposition étoilée est très manifeste chez les *L. lamprocarpus, angustissimus, diffusus.* Il en résulte un ré-seau lâche qui se dissocie irrégulièrement, mais sans que les interruptions correspondent aux nervures, chez le *L. odoratus.*

Le réseau est fragmenté en îlots limités par les fines nervures chez le *L. Salzmanni,* chez la plupart des exemplaires du *L. corniculatus.* Dans la variété *glacialis* la dissociation est poussée plus loin et les tanifères forment une collection de petits groupes dans chaque compartiment. Enfin le système de l'exoderme dorsal se réduit à des cellules isolées, arrondies, chez les *L. ornithopodioides, peregrinus, Creticus, leucanthus,* allongées chez le *L. macranthus,* étoilées, mais ne se touchant pas par les rayons chez le *L. parviflorus.*

On voit encore un réseau continu chez les *Coronilla varia, Hammatolobium lotoides.* Le système exodermique dorsal de l'*Ornithopus ebracteatus* se limite à des files sous-jacentes aux nervures ; ses cellules allongées, reliées par de courts prolongements latéraux et passant parfois à l'assise suivante, semblent suppléer le système développé dans la région latéro-dorsale du péricycle de la tige et du rachis.

L'exoderme dorsal est tanifère à l'exclusion de l'exoderme ventral chez le *Bonaveria Securidaca.* Le système sécréteur comprend des tubes longs, serrés contre la nervure médiane, d'où se détache un réseau assez lâche de cellules irrégulièrement étoilées. Celles-ci ont une structure particulière : outre les prolongements parallèles à la surface du limbe, elles possèdent une sorte de manche plongeant à partir de leur portion médiane vers l'intérieur de la feuille. Ce manche a un contenu tanique homogène et très concentré, tandis que le disque rameux, moins riche en tanin, renferme en revanche, outre le cytoplasme et le noyau, un grand nombre de corps chlorophylliens. Le même élément est donc différencié en deux portions correspondant respectivement aux cellules palissadiques et aux cellules étoilées qui, d'ordinaire, se localisent sur les deux faces de la feuille.

Le *Coronilla scorpioides* est dépourvu de tanifères exodermiques dans le limbe des feuilles ; mais le tube calicinal possède des cellules sécrétrices seulement dans l'exoderme dorsal : ce qui concorde avec l'étroite affinité établie par d'autres caractères entre cette espèce et le genre *Bonaveria.*

Le tissu fondamental du limbe renferme des tanifères plus profonds. Ce sont des cellules éparses, arrondies, mettant en

communication les exodermes tanifères chez l'*Anthyllis cytisoides*. Cette disposition est intermédiaire entre celle de l'*A. genistæ* (fig. 183), où le système est exodermique, en dehors des ponts localisés principalement au voisinage des nervures, et celle de l'*A. Hermanniæ*, où tout le système fondamental se réduit à des cellules étoilées formant des plaques irrégulières dans la région moyenne de l'épaisseur du limbe. Les trois représentants de la section *Aspalathoides* sont donc munis de systèmes bien différents, mais pourtant reliés l'un à l'autre, ce qui permet de ranger ce groupe d'*Anthyllis* à un niveau du phylum où les caractères du système tanifère fondamental étaient en voie de différenciation. Le type de l'*Anthyllis Hermanniæ* est répandu dans le genre *Anthyllis*, car on retrouve les tanifères de la couche moyenne isolés chez l'*A. montana*, en couche morcelée chez l'*A. Barba-Jovis*, en réseau fenêtré chez les *A. sericea*, *A. Henoniana*, en couche presque continue chez l'*A. podocephala*. C'est également une nappe presque ininterrompue, du moins au sommet, qui coexiste, chez le *Physanthyllis tetraphylla*, avec le système de l'exoderme ventral, et qui existe seule chez les *Anthyllis Chilensis* et *Cytisopsis dorycniifolia*. Les *Bonjeanea recta* et *hirsuta* ont seulement quelques ponts unissant les exodermes sécréteurs. Inversement l'*Hosackia crassifolia*, dont le système principal est logé dans l'épaisseur du parenchyme spongieux, envoie seulement quelques tanifères dans les deux exodermes.

Je n'ai pas trouvé de tanifères profonds chez les *Lotus*. Deux espèces seulement m'ont offert un type assez analogue au précédent. Chez le *Lotus peliorhynchus* et le *L. sessilifolius*, d'énormes tanifères arrondis comblent l'espace qui sépare les trois principales nervures ; on en voit d'autres plus petits au voisinage de la face dorsale, mais pas exclusivement dans l'exoderme. Les premiers représentent un rejet des tanifères péricycliques du rachis hors du faisceau trop étroit pour les contenir, à moins qu'on ne considère les faisceaux du limbe linéaire comme confluents par leur péricycle. Quoi qu'il en soit de l'interprétation, on remarquera que cette forme insolite appartient à deux *Lotus* assez exceptionnels pour avoir été élevés respectivement à la dignité générique.

Les tanifères fondamentaux, même dans le limbe, présentent

d'énormes variations chez des espèces voisines, souvent au sein d'un genre ou d'une section, parfois dans les limites de l'espèce. Les différences sont surtout quantitatives, ce qui doit nous mettre en garde contre les résultats négatifs. Par exemple l'absence de tanifères dans le limbe ne suffirait pas pour écarter les *Ludovicia* des *Hammatolobium*. Pourtant certains types se généralisent assez pour prendre une importance presque générique ou du moins acquérir une valeur différentielle. Ainsi les *Anthyllis* et les *Lotus* s'opposent l'un à l'autre par la tendance des derniers, ainsi que de leurs proches parents *Bonjeanea, Tetragonolobus,* à différencier des systèmes tanifères dans l'exoderme, et par l'absence presque générale de cette localisation chez les premiers, malgré la variabilité extrême que révèle le premier coup d'œil jeté sur les *Anthyllis*. Les exceptions au type habituel dans le genre *Lotus* concernent en général des espèces critiques. Le *Lotus sessilifolius* a le calice, non pas denté, mais partit comme les *Dorycnium*. Le *L. edulis,* avec ses tanifères épars, possède le même caractère; Bentham et Hooker ont fait remarquer qu'il le partage avec le *L. parviflorus,* qui était un *Dorycnium* pour de Candolle.

L'absence totale de tanin fondamental du limbe est un caractère négatif, dont on ne peut tenir aucun compte, sous peine de séparer le *Lotus tenuis* et les variétés *crassifolius, Alpinus* du *Lotus corniculatus* commun, la variété *viridescens* du *Lotus Creticus* type, pour les rapprocher d'espèces aussi disparates que les *L. glaucus, Michauxianus, Gebelia, lanuginosus, Delorti, sulphureus, Ægeus, Lancerottensis, Delestrei, tetraphyllus,* qui sont aussi dépourvus de ce système.

Cette étude des Lotées-Coronillées, montrant qu'il ne faut pas chercher de caractères palingéniques dans les tanifères fondamentaux de cette tribu, fait supposer que les groupes voisins ne présenteront pas plus de fixité. En effet, les Galégées et les Hédysarées sont tout aussi variables. Les résultats ne m'ayant pas paru propres à indiquer des liens généalogiques entre ces plantes et les *Anthyllis*, je les exposerai seulement quand j'étudierai les phylums constitués par ces tribus. Je m'arrêterai seulement à quelques genres placés sur les confins des tribus et susceptibles d'éclairer la généalogie de la famille.

Parmi les Psoraléées, le système tanifère du limbe est diffus chez l'*Amorpha fruticosa* : il comprend, en effet, des cellules disséminées dans le parenchyme, quoique plus abondantes dans l'exoderme et passant même dans l'épiderme, principalement dans la portion externe, issue du dédoublement de cette assise au niveau des glandes. Un système aussi mal localisé se retrouve chez le *Zornia reticulata,* une Hédysarée qui a les mêmes nodules sécréteurs que les *Amorpha*. Les tanifères fondamentaux font défaut au limbe du *Dalea alopecuroides* et des *Psoralea*. Une seule espèce, le *Psoralea lathyrifolia,* m'a montré des tanifères disposés dans la profondeur du limbe à peu près au niveau de l'endoderme dorsal. A cet égard, elle ressemble aux *Hallia,* qui, d'autre part, par les nodules épidermiques, sont identiques aux *Psoralea*. Le *Petalostemon violaceum* offre aussi ce système.

Le *Lotopsora villosa* s'éloigne des Génistées par la présence du tanin fondamental, comme par ses poils glanduleux, etc.; mais les caractères de ce système ne concordent pas avec les Psoraléées, car on y voit des coins tanifères parmi les palissades et un réseau dans l'exoderme dorsal ; ils sont au contraire les mêmes que chez les *Glycyrrhiza,* où le système palissadique surtout est hautement différencié. Ce rapprochement est remarquable, puisque les poils glanduleux des *Glycyrrhiza* sont les formations les plus analogues aux organes sécréteurs particuliers à cette espèce.

Le système tanifère fondamental ne creuse pas entre le *Lotopsora villosa* et les Psoraléées une lacune aussi complète qu'on pourrait le supposer tout d'abord, car l'*Arachis hypogœa,* si conforme aux *Petalostemon* et aux *Dalea* par son système oxalifère épidermique exceptionnel, répond au même type que les *Lotopsora villosa* et *Glycyrrhiza* par les tanifères exodermiques. Souvent les cellules exodermiques de l'*Arachis* n'ont qu'un contenu aqueux au lieu de tanin et elles conduisent directement à l'appareil d'un autre genre d'Hédysarées à cristaux du type *Petalostemon,* le genre *Stylosanthes,* chez qui les cellules cunéiformes de l'exoderme ventral, construites comme des tanifères, n'ont qu'un contenu hyalin et chez qui les idioblastes de l'exoderme dorsal sont, suivant les espèces, en partie tanifères ou bien toutes munies d'un contenu incolore assez réfringent. Chez le *Stylosan-*

thes cerriifolia, des cellules stelliformes, isolées, ou en plaques, ou en files, ont un contenu assez riche en tanin pour être vu par transparence. De Candolle indiquait même ce caractère « *foliolis lineatis* » dans la diagnose de l'espèce.

Un autre type aberrant d'Hédysarées, exceptionnel par plusieurs caractères de structure, le genre *Ebenus,* a un système sécréteur semblable à celui des *Stylosanthes;* mais toutes les cellules exodermiques renferment du tanin très concentré.

Chez l'*Æschynomene viscosa,* l'*Adesmia balsamica,* etc., Hédysarées considérées comme parentes des *Stylosanthes,* les tanifères de l'exoderme et des couches plus profondes se groupent autour des faisceaux du limbe, du rachis et de la tige, de façon à réaliser un abordage analogue à celui que nous avons vu chez certains *Anthyllis, Helminthocarpum, Cytisopsis.* C'est peut-être un terme ultime de l'évolution que nous avons vue commencer chez les Psoraléées.

L'*Indigofera Dosua* possède des tanifères dans l'épaisseur du parenchyme spongieux et dans un petit nombre d'éléments palissadiques. C'est encore au système profond du limbe que se rattachent les tanifères du *Tephrosia Virginica* et les laticifères du *Requienia obcordata.* Lâchement disséminés vers le milieu des compartiments, ces éléments se serrent contre les nervures.

δ. *Tanifères desmiques.* — Les faisceaux sont privés de tanifères chez les *Anthyllis,* comprenant les trois sections *Vulneraria, Aspalathoides, Cornicina,* telles que les entendent Bentham et Hooker. Au genre *Anthyllis* ainsi limité s'opposent les *Physanthyllis* et *Dorycnopsis,* tandis que les *Hymenocarpus, Helminthocarpum* se comportent comme lui. Il en est de même des *Cytisopsis,* sauf la restriction faite au sujet de l'inclusion possible des tanifères endodermiques parmi les fibres péricycliques.

Cette petite série détachée de la souche *Anthyllis* est sans importance, comparativement au puissant rameau des Lotées-Coronillées, dont tous les représentants ont des tanifères dans les faisceaux. C'est dans le rachis, parfois seulement à la base du rachis, que la constance de ce système peut être mise en évidence; cependant les systèmes desmiques sont parfois indiqués dans le limbe et le pétiolule.

Limbe. — Dans le limbe, le système appliqué à la face ventrale des faisceaux existe chez le *Physanthyllis* sur la nervure principale du limbe. Dans les plus grandes folioles, le cordon sécréteur s'avance jusqu'au sommet ; il se prolonge moins dans les folioles peu robustes, quelle que soit d'ailleurs la situation de celles-ci. Le même système existe chez les *Bonjeanea recta, B. hirsuta ;* chez les *Tetragonolobus siliquosus, T. purpureus,* il coexiste avec des files disposées dans la portion latéro-dorsale du péricycle.

Chez les *Lotus,* les tanifères desmiques du limbe ne sont pas très communs et leur extension varie beaucoup chez des espèces voisines. Ils sont appliqués à la face ventrale. Chez les *Lotus Jacobæus, L. uliginosus,* on en trouve jusque dans les nervures de troisième ordre et dans les arcades qui mettent en communication les extrémités des nervures primaires et secondaires. Les tubes accumulateurs s'avancent loin, le long de quelques nervures secondaires, dans quelques exemplaires vigoureux du *L. corniculatus* et chez les *L. lamprocarpus, diffusus, nummularius ;* ils ne dépassent pas la base des nervures secondaires chez le *L. glinoides.* Dans cette série, les tanifères ventraux occupent la plus grande partie du trajet de la nervure médiane ; il en est de même chez les *L. Arabicus, decumbens, anthylloides, suaveolens, parviflorus,* où les faisceaux secondaires en sont totalement privés. Chez le *L. tenuis,* dans les variétés *villosus, crassifolius* du *L. corniculatus,* chez les *L. angustissimus, Conimbricensis, glaberrimus, odoratus, Delestrei, leucanthus,* le système desmique ventral n'est plus représenté que par un petit nombre de cellules situées dans le péridesme de la nervure médiane. Encore ce système est-il nul ou rudimentaire dans les folioles latérales et les stipules secondaires. On trouve seulement deux ou trois cellules à tanin à la base de la foliole terminale chez le *L. edulis ;* ce système est plus réduit encore et souvent nul chez les *L. glaucus* et *halophilus.*

Chez les *Scorpiurus,* dont le limbe est une simple expansion du pétiole, sans limite tranchée à l'égard de son support, et représente ce que M. Clos a nommé une *vaginode,* des faisceaux de divers ordres sont accompagnés, jusqu'au sommet de la feuille, de tubes ventraux et latéro-dorsaux à la fois.

La nervure médiane de l'*Ornithopus compressus* possède dans toute son étendue, même dans les folioles latérales, une file sécrétrice appliquée à la face ventrale et envoyant parfois des rameaux à la base des nervures de second ordre. On voit en outre un système latéro-dorsal très fragmenté sur la nervure médiane du limbe.

Le système ventral caractérise aussi l'*Ornithopus ebracteatus*. Il ne dépasse guère le tiers inférieur chez l'*O. perpusillus*. Encore est-il inconstant. Il peut s'avancer avec quelques interruptions jusqu'aux deux tiers de la longueur dans la nervure médiane de l'*Hammatolobium lotoides*. Chez le *Coronilla minima*, il n'est plus indiqué que par quelques cellules assez courtes.

Pétiolule. — La série de tubes tanifères du péridesme ventral se prolonge, à travers le pétiolule terminal, pour mettre en rapport les systèmes homologues du rachis et du limbe chez le *Physanthyllis*, les *Lotus Arabicus, decumbens, lamprocarpus, parviflorus, suaveolens, diffusus, glinoides, nummularius*, dans les exemplaires robustes des *L. uliginosus, corniculatus*, surtout de la variété *villosus*. Chez les espèces précédentes, le pétiolule terminal est seul traversé de part en part. Encore arrive-t-il que la file tanifère n'en atteint pas la base. Une telle imperfection est habituelle pour les folioles latérales. Par exception les pétiolules pairs supérieurs, parfois même ceux des stipules secondaires, sont traversés chez le *Lotus angustissimus*. Le système pétiolulaire se réduit à une trace des tanifères du limbe chez les *L. tenuis, anthylloides, Conimbricensis, odoratus*.

Les *Ornithopus compressus* et *ebracteatus* ont une file complète dans le pétiolule terminal, limitée au sommet dans les latéraux. Chez le *Bonaveria Securidaca*, le tanin desmique est d'ordinaire limité au rachis. Pourtant un tube ventral de la nervure médiane peut se prolonger légèrement à la base du pétiolule. C'est également une trace du système rachidien qu'on trouve parfois dans le pétiolule inférieur du *Lotus peregrinus*.

La plupart des Lotées et Coronillées n'ont pas de tanin dans les faisceaux du pétiolule ; les exemples cités de sa présence montrent qu'il n'y a pas lieu d'y chercher des documents taxinomiques dépassant de beaucoup la valeur spécifique.

Rachis. — Le principal système tanifère du rachis est logé dans la portion périphérique du faisceau, soit du côté extérieur correspondant au péricycle et alors le plus souvent *latéro-dorsal,* c'est-à-dire rejeté sur les côtés de l'arc fibreux, soit du côté interne au voisinage des faisceaux : c'est le système *ventral.* Quand le rachis possède un cercle de faisceaux à peu près équivalents, la distribution des tanifères est sensiblement la même dans chacun d'eux.

Dans la majorité des Lotées-Coronillées, il y a trois faisceaux principaux, dont le médian plus développé. Alors les groupes tanifères sont parfois moins puissants dans les faisceaux latéraux ou même limités au médian. Le groupe ventral existe seulement dans le faisceau médian chez le *Dorycnopsis Gerardi,* les *Lotus tenuis, corniculatus* (et les variétés *Alpinus, crassifolius* et *glacialis;* il manque lui-même assez souvent dans cette dernière), *L. villosus, Delorti, decumbens, parviflorus, anthylloides, suaveolens, Conimbricensis, glaberrimus, Ægeus, Delestrei, nummularius, odoratus, leucanthus, angustissimus,* les *Coronilla Emerus, Ornithopus ebracteatus, O. compressus, O. perpusillus.* Il est rarement et en tous cas faiblement représenté dans les faisceaux latéraux des *Lotus lamprocarpus* et *diffusus;* parfois il disparaît même du faisceau médian chez le *L. glaucus.*

Les files latéro-dorsales existent dans le faisceau médian, à l'exclusion des faisceaux latéraux chez les *Lotus pusillus, Creticus;* elles sont rudimentaires et inconstantes dans les faisceaux latéraux du *Dorycnopsis Gerardi,* des *Lotus ornithopodioides, peregrinus, tenuis, Delorti, cytisoides, parviflorus, diffusus, Conimbricensis, glaberrimus, Delestrei.* Elles se réduisent elles-mêmes à une simple trace de leurs homologues de la tige, à la base du rachis du *Lotus lanuginosus.* Dans la variété *glacialis* du *Lotus corniculatus,* elles sont tantôt puissantes, tantôt restreintes et même nulles.

Comme on le voit par ces exemples, le faisceau médian possède souvent des tanifères quand les autres en sont privés. Malgré de sérieuses variations quantitatives, les systèmes péridesmiques du faisceau médian sont d'une constance suffisante dans les spécimens bien développés. C'est à eux qu'on s'adressera, de préférence aux faisceaux latéraux.

Les tubes tanifères péridesmiques du faisceau médian rachidien sont exclusivement ventraux chez le *Physanthyllis,* chez le *Lotus angustissimus* et dans la variété *glacialis* du *L. corniculatus,* parfois dans la variété *Alpinus,* par suite de l'inconstance du système latéro-dorsal chez cette dernière forme. Les files ventrales existent seules aussi chez les *Coronilla varia, C. Emerus, C. minima, C. coronata,* en général chez toutes les Coronilles. Cette localisation est indiquée par M. Trécul chez douze espèces de *Coronilla*. C'est encore celle des *Hippocrepis,* du *Bonaveria Securidaca* et, en dehors des Coronillées, du *Parochetus communis,* dont j'ai déjà indiqué d'autres rapports avec le *Bonaveria,* du *Podostemma hosackioides,* dont l'affinité avec les Coronilles s'accuse à mesure que nous examinons de nouveaux caractères anatomiques. Elle se retrouve chez de vraies Hédysarées, telles que les *Amicia, Adesmia, Stylosanthes, Arachis.*

Au système ventral se superposent les systèmes latéro-dorsaux chez les *Dorycnopsis, Tetragonolobus* (fig. 184), les *Lotus uliginosus, hispidus, tenuis, villosus, corniculatus* et sa variété *crassifolius, L. glaucus, Jacobæus, Arabicus, decumbens, lamprocarpus, parviflorus, anthylloides, suaveolens, diffusus, Conimbricensis, glaberrimus, Ægeus, glinoides, Delestrei, nummularius, odoratus, leucanthus,* les *Scorpiurus, Ornithopus compressus, O. perpusillus, O. ebracteatus, Hammatolobium lotoides, Ludovicia Kremeriana,* d'autre part chez les *Dalea, Ebenus,* etc.

Le système latéro-dorsal persiste seul chez les *Dorycnium suffruticosum, Hosackia glabra,* les *Lotus canescens, halophilus, pusillus, Michauxianus, Salzmanni, commutatus, cytisoides, Gebelia, sulphureus, macranthus.* Il est lui-même réduit à une courte trace caulinaire chez les *Lotus Creticus* et *lanuginosus.*

Dans les exemples qui précèdent, les tanifères des faisceaux sont limités au péridesme. D'autres Papilionacées possèdent des tubes sécréteurs dans la région du liber proprement dit, c'est-à-dire dans le parenchyme interposé aux cordons cribreux. Tantôt les tanifères libériens coexistent avec les tubes spéciaux des régions ventrale et latéro-dorsale ; compliquant, sans l'altérer, le type précédent où ces derniers existaient seuls, ils caractérisent encore des Lotées. Tel est le cas des *Bonjeanea recta, B. hirsuta,*

Hosackia glabra, H. crassifolia. On trouve même, chez les *Bonjeanea,* des tubes inclus dans l'épaisseur de l'arc fibreux, par conséquent à un niveau intermédiaire entre les éléments péricycliques ordinaires et ceux du liber : ce qui montre un lien intime entre toutes ces formations. Tantôt le tanin libérien remplace le tanin latéro-dorsal ; il n'y a plus en dehors de lui que les files ventrales. Les espèces ainsi définies sont plus éloignées du point de départ : ce ne sont plus des Lotées ni des Coronillées, mais bien des Hédysarées, telles que les *Hedysarum,* ou des Galégées inférieures et critiques comme les *Amorpha, Indigofera, Robinia, Wistaria.* Les *Glycyrrhiza* répondent à ce dernier type.

Les tanifères libériens persistent seuls chez les *Psoralea, Hallia,* chez le *Lotopsora villosa.* Cette dernière espèce se rattache donc directement, à cet égard, aux Psoraléées, bien que l'on puisse voir dans la disposition qu'elle présente une dérivation directe de celle des *Glycyrrhiza.* C'est une nouvelle confirmation des vues suggérées par les autres systèmes. Les tanifères purement libériens se retrouvent chez certaines Hédysarées, telles que *Desmodium, Alagi,* chez des Phaséolées, telles que *Lablab, Erythrina,* groupes dont les Psoraléées semblent être les précurseurs.

De tous ces systèmes, les deux groupes péridesmiques sont les plus caractéristiques des Lotées, bien que leur développement relatif permette d'établir des différences entre les espèces de ce groupe. Le système latéro-dorsal est assez uniforme. Parfois seulement, au lieu de se localiser sur les flancs du massif fibreux, il progresse sur le dos du faisceau et arrive même au plan médian chez les *Scorpiurus.*

Pour les tanifères ventraux, deux manières d'être bien distinctes ont été notées par M. Trécul. C'est à tort qu'elles ont été négligées par des observateurs plus récents, car chacune d'elles se maintient dans des séries très naturelles, parfois à travers les sections établies sur la coexistence des autres systèmes, et acquiert une importance considérable, malgré les formes intermédiaires qu'on trouve aux limites de ces séries.

Les uns sont opposés au bois, c'est-à-dire logés en face de la saillie que les vaisseaux font dans la moelle. C'est le cas de la

plupart des Lotées, c'est-à-dire des genres *Physanthyllis, Tetragonolobus, Lotus, Bonjeanea, Hosackia,* des Coronillées dont les stipules sont réduites aux émergences tanifères comme chez les Lotées, c'est-à-dire des *Ornithopus, Hammatolobium, Ludovicia.* Ce type est un peu modifié chez les *Scorpiurus,* car les files s'étendent, à partir de la pointe ligneuse, en un arc qui embrasse à peu près toute la région des vaisseaux. Les *Scorpiurus* sont un genre extrême de la série.

Les autres sont situés de chaque côté du bois. Ce rejet coïncide, chez les *Dorycnopsis,* seules Lotées de cette catégorie, avec le développement d'un arc fibreux ventral qui rend cette région péridesmique tout à fait comparable à la portion dorsale du péricycle. Les *Dorycnopsis* sont encore un type extrême dans leur tribu et se relient aux *Anthyllis* dépourvus de tanifères, comme aux *Dorycnium* qui ont une localisation différente. L'existence de tubes latéro-ventraux et l'absence du système latéro-dorsal caractérisent les Coronillées à stipules primaires non dégénérées, c'est-à-dire les *Coronilla, Hippocrepis, Bonaveria.* Le *Podostemma hosackioides,* placé aux confins du groupe, possède, comme les *Scorpiurus,* un arc de tubes sécréteurs s'étendant sur toute la face interne du bois. Il en est de même du *Parochetus communis,* cette Trifoliée archaïque, qui paraît avoir quitté la souche des Hédysarées, vers le niveau du *Bonaveria* et aussi du *Dalea alopecuroides,* des *Ebenus,* de certains *Indigofera,* bien que, dans ce dernier genre, la localisation des tanifères vers l'arête du prisme vasculaire soit souvent complète.

Les tanifères opposés au bois se retrouvent chez les Galégées, telles que les *Glycyrrhiza, Wistaria, Amorpha,* chez les *Hedysarum,* tandis que d'autres Hédysarées, telles que les *Amicia,* ont les tubes disposés sur les flancs des faisceaux.

Ce caractère possède une très haute valeur chez les Lotées. Chez les Coronillées, il concorde singulièrement avec l'évolution des stipules, pour distinguer deux séries bien tranchées que l'on peut appeler Eucoronillées et Ornithopées. Ces dernières se relient franchement au phylum des *Lotus ;* les premières appartiennent à ce niveau où le type Hédysarée n'est pas encore différencié du type des Lotées.

D. *Cytologie*. — Bien que les tanifères soient fréquemment groupés en îlots, en nappes, en réseaux, en files ou en cordons, leurs cavités cellulaires restent indépendantes chez les espèces de Papilionacées que j'ai examinées. M. Trécul avait déjà reconnu que dans les séries de tubes constituant des sortes de vaisseaux à tanin « les cellules ne sont *ordinairement* pas perforées ». Cette restriction n'a peut-être été exprimée que par crainte d'affirmer trop catégoriquement un résultat négatif, car M. Trécul ne cite aucune exception. M. Baccarini est moins réservé ; il dit en effet que, « sous la délicate membrane de l'élément spécial, on peut distinguer une mince couche protoplasmique avec un noyau, ou plusieurs noyaux, si le tube est formé de la fusion de plusieurs cellules ». Les observations sur lesquelles repose cette assertion concernent probablement des cas analogues à celui que M. Baccarini lui-même a bien décrit[1] chez le *Wistaria Sinensis*. Or il ne s'agit pas là de la production d'un symplaste actif, mais de la rupture passive des cloisons sous la tension excessive du contenu des cellules sécrétrices, mourantes ou déjà mortes. En dehors de ce cas spécial et pour ainsi dire accidentel, l'existence de plusieurs noyaux n'est pas une preuve suffisante de l'indépendance primitive des corps protoplasmiques, attendu que les noyaux multiples sont fréquents dans les cellules volumineuses des Papilionacées, que celles-ci soient arrondies ou polyédriques comme dans le tissu fondamental (fig. 149), ou bien allongées, comme dans le liber ou le péricycle. Dans de jeunes tanifères du liber du *Desmodium Canadense* (gaîne foliaire), certaines cellules renferment deux noyaux rapprochés l'un de l'autre, évidemment issus d'une division récente. Les noyaux multiples se retrouvent, d'après M. Guignard[2], jusque dans le suspenseur des Viciées.

La littérature ne nous révèle pas, dans les autres familles, d'exemples bien probants de la formation de symplastes tanifères analogues aux réseaux ou aux files laticifères des Liguliflores et

1. P. Baccarini, *Intorno agli elementi speciali della* Glycine Sinensis. (Malpighia. Anno III, vol. III. 1890.)

2. Guignard, *Recherches d'embryogénie végétale comparée*. Premier mémoire : *Légumineuses*. (*Annales des sciences naturelles*. Botanique. 6e série, t. XII. 1882.)

des Papavéracées. M. Engler[1] décrit dans l'épiderme de certaines Saxifrages des cellules allongées, *paraissant* résulter en partie de la confluence de cellules plus petites, car on voit parfois des cloisons incomplètes, probablement en voie de résorption. M. Thouvenin[2] attribue une origine analogue aux tanifères qu'il a étudiés sur des exemplaires *secs* de tige et de feuille des *Myristica fragrans* et *fatua*.

Si de pareilles résorptions de membranes existent chez les Papilionacées, elles y sont en tout cas exceptionnelles. Mais il n'y a pas lieu d'en contester la possibilité, puisque de tels phénomènes s'observent dans les autres organes sécréteurs, même dans les cellules à raphides, comme M. Guignard[3] l'a montré pour le péricarpe de la Vanille. Certains tanifères volumineux, comme ceux du rachis du *Lotus Jacobæus* (fig. 185), ont sur les faces latérales ou terminales des amincissements locaux ; la masse tanique coagulée par le bichromate de potasse ou par d'autres réactifs se rétracte, sauf au niveau des ponctuations auxquelles elle continue à adhérer. On pourrait croire à une communication entre les diverses cavités par de courtes anastomoses transversales ; mais un examen attentif révèle l'existence d'une mince lamelle cellulosique, interposée entre le produit de sécrétion des cavités contiguës.

Le tanifère est donc une cellule. L'activité du protoplasma mélangé au tanin est incontestable dans bien des cas, puisque les cellules parenchymateuses peuvent jouer d'une façon transitoire le rôle de réservoirs. Selon M. Baccarini, quand la structure cellulaire persiste, le noyau et les chromatophores sont bien plus petits que dans les cellules voisines et probablement *inactifs comme ceux des cellules épidermiques*. Cette dernière comparaison indique peut-être la pensée de l'auteur. Il n'a évidemment pas voulu dire que les cellules de l'épiderme sont des éléments

1. ENGLER, *Ueber epidermoidale Schlauchzellen, etc.* (*Botan. Zeitung*, t. XXIX, 1871.)

2. THOUVENIN, *Note sur la structure des Myristicacées.* (*Bulletin de la Société des sciences de Nancy.*)

3. GUIGNARD, *Note sur une modification du système sécréteur du fruit de la Vanille.* (*Bulletin de la Société botanique de France*, t. XXXIII, 1886.)

passifs, car les noyaux y restent bien vivants et le protoplasma y est le régulateur du fonctionnement de la nappe aquifère comme organe antidéperditeur. Mais, comme tous les éléments différenciés, les réservoirs d'eau perdent le mode particulier de l'activité des tissus embryonnaires et notamment la puissance génératrice. Dans le même sens on peut dire que les tanifères ont une activité limitée par l'étendue de leur différenciation.

Je n'ai pas remarqué que les corps chlorophylliens fussent plus petits dans l'exoderme dorsal tanifère des *Tetragonolobus, Bonjeanea* (fig. 177), que dans les cellules plus profondes à suc aqueux et rien ne justifie la supposition qu'ils seraient inactifs. Pour ce qui est de la dimension des noyaux, elle atteint, dans de jeunes tanifères latéro-dorsaux du *Lotus corniculatus* (fig. 186), 12 μ de longueur, tandis qu'elle ne dépasse pas 8 μ dans les cellules voisines. Je ne veux pas conclure de là que les noyaux sont plus grands parce que les cellules contiennent du tanin, car cette augmentation suit celle de l'élément dans son ensemble. J'en conclus seulement que les tanifères ne sont pas caractérisés par une réduction de taille du noyau.

Wigand a depuis longtemps posé en principe que le tanin atteint son maximum aux périodes de plus grande activité et que les tissus les plus actifs en sont le siège de prédilection. M. Bokorny[1], à la suite de la description d'un *Echeveria,* remarque que les cellules les plus riches en matières albuminoïdes sont en même temps les mieux pourvues en tanin.

Je reconnais, avec M. Baccarini, que les noyaux et les chromatophores n'existent que dans les idioblastes où le tanin est peu abondant ou dilué par une grande quantité de liquide. Le *Lotus corniculatus* est un des exemples cités par le savant italien, et j'ai pu constater la justesse de ces vues en examinant les tubes dont je viens de décrire les noyaux. Les cellules destinées à accumuler de fortes proportions de tanin ont au début ou aux périodes de résorption un suc faiblement tanifère, mais d'ailleurs identique à celui des cellules assimilatrices. C'est donc dans des cellules ordinaires que le tanin commence à se déposer, et c'est

1. Bokorny, *loc. cit.*

dans des cellules vivantes, en raison même de leur grande activité, qu'il s'accumule en fortes proportions. Mais quand la proportion du tanin devient excessive, alors comme dans bien d'autres cas, la fonction tue l'organe ; les réservoirs spécialisés passent à la catégorie des éléments passifs. Les composés taniques envahissent tout l'espace limité par la coque cellulosique. Au stade intermédiaire, le cytoplasme est encore visible, mais plaqué contre la paroi, et il se réduit à de minces couches revêtant les corps chlorophylliens et le noyau et unies entre elles par de minces filaments plasmatiques rayonnant comme les fils d'une toile d'araignée. Alors, leucites et noyaux sont comprimés et rétrécis. C'est à ce moment que M. Baccarini a étudié les cellules accumulatrices et sa description s'y applique parfaitement. Les éléments délicats du protoplasma, momifiés dans la gangue tanique, se conservent indéfiniment. J'ai pu les distinguer dans des palissades d'un *Anthyllis Chilensis* desséché depuis plus d'un demi-siècle.

N'opposant plus de résistance à l'expansion des tissus environnants, l'élément inerte est refoulé et les cellules voisines se bombent vers sa cavité, au point de simuler les cellules de bordure d'une poche ou d'un canal sécréteur (*Desmodium Canadense*). Dans les tiges, où les tanifères persistent longtemps après le début de la période d'inertie, la déformation peut être portée plus loin. Ils forment alors, d'après M. Tschirch[1], des traînées brunes, qui auraient été prises parfois pour des myceliums.

Le tanifère différencié va même jusqu'à produire l'effet d'un corps étranger. L'irritation qui en résulte se traduit par la formation du tissu caractéristique de tout processus de cicatrisation chez les végétaux, c'est-à-dire d'un phellogène. Dans la moelle d'un *Tetragonolobus siliquosus* (fig. 187-190) j'ai vu les cellules bordant un tanifère et situées entre le tube et les vaisseaux internes s'allonger normalement à la surface de l'idioblaste et prendre des cloisons parallèles à cette surface. Le cambiforme ainsi constitué donnait, en progression centrifuge, des trachéides semblables au bois secondaire du faisceau voisin. Ce méristème simple ne peut être considéré comme une inclusion de l'arc géné-

1. Tschirch, *Angewandte Pflanzenanatomie*, t. I, p. 475.

rateur normal, car s'il avait cette valeur, il produirait les trachéides en direction inverse. Celles-ci se forment du côté où, dans cette hypothèse, il ne se produirait que du liber.

Les relations des tanins avec le protoplasma ont donné lieu à diverses opinions. D'après Wigand, le tanin apparaît au début en solution dans le suc cellulaire, mais peut ultérieurement infiltrer la membrane. Pour Sanio, l'infiltration de la paroi suivrait la dessiccation de l'élément ; à l'état vivant le tanin serait toujours étranger à l'utricule primordiale. Pour Hartig[1] le tanin est, soit dissous dans le suc, soit en masses oléagineuses entourées d'une couche plasmatique et se divisant en gouttelettes. Les auteurs suivants ont considéré le tanin, tantôt comme toujours dissous, tantôt comme formant des gouttes d'aspect oléagineux. M. Mœller[2], qui a repris la bibliographie du sujet à partir du Mémoire de Hartig, est d'accord avec M. Pfeffer pour considérer la membrane de ces gouttelettes comme un précipité produit artificiellement par les réactifs. On en revient donc à l'opinion primitive de Wigand, qui ne voit dans les réserves taniques qu'une variété de suc cellulaire. Il me paraît difficile d'interpréter autrement la structure des tanifères jeunes. Pourtant le cytoplasme est limité à l'égard des vacuoles à tanin par un trait plus net qu'à l'égard du suc cellulaire aqueux. M. Af. Klercker[3] admet qu'il s'agit d'une enveloppe plasmatique, doublée intérieurement par un précipité d'albumine combinée au tanin. Il y a tout au moins une condensation protectrice au contact de cette substance. D'ailleurs, certains auteurs supposent aujourd'hui que tout suc cellulaire est limité par une enveloppe plasmatique, analogue à la substance des leucites. S'il en est ainsi, il est inutile de chercher une différence qualitative entre la couche limitante des réserves taniques et celle du suc cellulaire. M. Büsgen[4] compare les vésicules à tanin aux sacs à raphides. On peut admettre ce rapprochement, puisque, dans les deux cas, le produit de sécrétion présente une limite bien tranchée à l'égard de la matière vivante ; mais l'état rudimentaire

1. Hartig, *Das Gerbmehl.* (*Botan. Zeitung.* 1865.)
2. Mœller, *loc. cit.*
3. Af. Klercker, *Studien über die Gerbstoffvacuolen.* 1888.
4. Büsgen, *loc. cit.*

de cette enveloppe dans les éléments jeunes justifie parfaitement le rapprochement indiqué entre les cellules à tanin et les réservoirs d'eau.

E. *Adaptations accessoires.* — Comme pour l'oxalate de chaux on trouve des raisons physiologiques aux localisations du tanin. La théorie de M. Stahl, qui voit dans les tanifères des organes de défense contre les animaux, ne me paraît pas de nature à éclairer cette question.

La protection contre la radiation est bien plus importante et donne une haute valeur à certaines localisations. A cet égard encore les tanifères sont synergiques des réservoirs d'eau. Par leur contenu aqueux les tanifères luttent contre la dessiccation et deviennent des modérateurs de la transpiration. Mais le tanin luimême agit sur la radiation. En solution concentrée il est de couleur brune et, au microspectroscope, les tanifères absorbent surtout les rayons les plus réfrangibles qui sont presque sans action sur la chlorophylle. Les cellules vertes, entourées par une nappe tanifère exodermique, sont sensiblement dans les mêmes conditions que les organes placés derrière une solution de bichromate. Le maintien des tanifères dans l'exoderme peut résulter d'une sélection portant sur cette condition physiologique spéciale.

Quand les cellules tanifères superficielles sont très allongées, l'affaiblissement de la radiation amoindrit certainement l'action chlorophyllienne. C'est sans doute par une double sélection, destinée à conserver l'avantage assuré par l'épaisse couche protectrice et à pallier l'inconvénient résultant d'une trop grande opacité que, chez certaines espèces comme les *Stylosanthes, Petalostemon,* la forme conique des cellules spéciales de l'exoderme ventral persiste, tandis que le contenu devient incolore et d'une autre nature que les tanins.

Un autre fait remarquable, c'est que, au-dessus de ces réservoirs à contenu réfringent des *Petalostemon* et *Stylosanthes* et des cellules semblables faiblement et parfois nullement tanifères des *Arachis,* l'épiderme aplati renferme des tables cristallines, qui modifient certainement les rayons lumineux. Il y a là un appareil compliqué, interposé entre les cellules vertes et la source lumineuse. Il serait intéressant d'en déterminer les propriétés

optiques. On verra sans doute que les rayons y sont dispersés de façon à récupérer l'énergie qu'ils ont perdue par suite de la différenciation d'une épaisse assise protectrice à la surface du limbe. Ayant étudié ces dispositions sur des échantillons d'herbier, je n'ai pas même pu déterminer la réfringence des milieux. Je me contente donc d'appeler l'attention des physiologistes sur cette organisation spéciale du *milieu diaphane* des feuilles; car il y a là, suivant toute probabilité, un appareil illuminateur jouant le même rôle que l'organe reluisant du *Schistostega*.

III. — Glandes.

Les Papilionacées possèdent encore des émergences et des poils glanduleux, décrits plus haut comme accidents de surface. Je n'y reviendrai pas, non plus qu'aux poils pectifères, que l'on pourrait aussi taxer d'organes accumulateurs. Je m'arrêterai peu aux glandes internes, car elles font défaut aux Lotées et aux Coronillées.

L'épiderme des feuilles du *Genista Sibirica* contient (fig. 201) de nombreuses cellules isolées, arrondies, à contenu réfringent, se colorant en bleu, non en vert comme le tanin, par le vert d'iode. Les mêmes glandes unicellulaires sont fréquentes dans l'épiderme de la tige et des ailes du *Genista sagittalis* (fig. 203). Elles sont très grandes et plongent profondément entre les cellules vertes, ce qui pourrait bien en faire des organes illuminateurs. Elles peuvent être appairées. Jamais elles ne pénètrent dans l'appareil stomatique. Outre le produit de sécrétion sensible aux couleurs d'aniline et accumulé au voisinage du protoplasma, un liquide hyalin se dépose, dans la profondeur de la glande, entre deux lamelles de la membrane dédoublée (fig. 202, 203).

On trouve encore des glandes unicellulaires dans l'épiderme du *Pseudosophora alopecuroides* (fig. 206). Ces cellules n'affleurent à la surface que par un col étroit, mais s'élargissent en forme d'outre au-dessous du niveau des cellules épidermiques (fig. 204). La couche cellulosique de la membrane devient très mince à la surface de la glande. La cuticule présente de

nombreuses ponctuations analogues à celles des Tamaricacées. On en compte de 60 à 70 par glande (fig. 205). L'existence de ces organes sécréteurs n'a pas été constatée chez les vrais *Sophora.*

L'*Heylandia lutebrosa* a, dans l'épiderme ventral du limbe, des cellules à contenu analogue, mais appliquées à la surface de la feuille par une large base et terminées en pointe mousse vers l'intérieur. Le *Requienia obcordata,* dont on avait voulu rapprocher les *Heylandia,* n'offre rien de pareil ; chez le *Tephrosia Virginica,* qui est considéré aujourd'hui comme son congénère, certaines cellules de l'épiderme, peu différenciées d'ailleurs, contiennent un produit de sécrétion réfringent. Peut-être trouvera-t-on, vers ce niveau, un passage entre les Génistées et les Galégées.

Les *Colutea,* qui concordent avec les Génistées par l'absence de cristaux, ont aussi des cellules spéciales analogues à celles des *Pseudosophora.* Je n'y ai pas distingué de ponctuations. Le *Pleiospora cajanifolia,* Génistée voisine des *Lotononis,* mais rappelant le port des *Psoralea,* possède les mêmes organes. Les *Zornia* (fig. 193), *Smithia, Sœmmeringia* ont des glandes coniques comme les *Heylandia.*

Chez l'*Æschynomene viscosa,* ces organes se compliquent sans cesser d'être unicellulaires (fig. 210-213). Au centre de la membrane externe, la couche cellulosique se décolle de la cuticule et se bombe vers l'intérieur à la façon d'un fond de bouteille. Ce sac est tantôt conique (fig. 213), tantôt dilaté vers son extrémité libre (fig. 212), tantôt élargi à la base (fig. 211). Un épaississement envahit la paroi du sac, en respectant toutefois des lignes et des points qui la rendent fenêtrée. Une massue analogue, à paroi réticulée (fig. 209), se forme par le même procédé chez l'*Arachis hypogœa.* En outre la membrane profonde se dédouble parfois (fig. 207, 208) comme chez le *Genista sagittalis.*

Des glandes épidermiques pluricellulaires se trouvent chez les *Myriadenus, Amicia,* et coexistent avec les précédentes chez les *Zornia* (fig. 193). Ce sont des nodules schizogènes dont les cellules s'écartent autour d'un réservoir central.

Chez les *Amorpha, Psoralea, Hallia,* un dédoublement local de l'épiderme précède la formation de la glande. L'initiale du

nodule fait partie du segment interne chez les *Amorpha* (fig. 194-197), du segment externe chez les *Psoralea* (fig. 199-200) et *Hallia* (fig. 198), du moins sur la majorité des glandes. Une seconde différence intervient dans l'organisation définitive de la glande, car l'*Amorpha* creuse son nodule d'une cavité centrale, tandis que les deux autres genres prennent la structure classique, si souvent décrite chez les *Psoralea*. Chez les *Hallia* aussi, les cellules sécrétrices se décollent dans la région moyenne et traversent un réservoir spongieux, tandis qu'elles se touchent par les bases et tapissent tout le pourtour de la glande d'un revêtement cellulaire continu (fig. 198).

Tandis que, chez l'*Amorpha fruticosa* (fig. 197), le nodule sécréteur est séparé de la surface de la feuille par une assise cellulaire issue du clivage de l'épiderme, chez le *Dalea alopecuroides* (fig. 192) cette disposition devient primitive, car c'est dans l'exoderme qu'apparaît de très bonne heure la cellule-mère de la glande (fig. 191). On ne saurait être surpris de ce défaut d'homologie entre les organes sécréteurs de deux genres voisins, puisque, d'après Rauter[1] les mêmes différences existent chez un seul individu de *Dictamnus Fraxinella*.

Outre les glandes incluses, les Hédysarées possèdent souvent, comme nous l'avons vu (fig. 29-40), des massifs exserts, qui présentent avec les précédents les mêmes relations que les glandes saillantes avec les nodules profonds chez la Fraxinelle. Ils ont eux-mêmes la plus grande analogie avec ceux du *Dictamnus* comme M. Jænsch[2] l'a déjà fait remarquer à propos d'une Æschynoménée, l'*Herminiera Elaphroxylon*.

IV. — Stéréome.

La lignine est un produit de l'activité du protoplasme, qui ne fait pour ainsi dire jamais défaut chez les plantes vasculaires. Contrairement aux résines, aux latex, aux cristaux, aux tanins, etc.,

1. J. Rauter, *Zur Entwickelungsgeschichte einiger Trichomgebilde* (*Denkschriften der Wiener Akademie*. Bd. XXXI. 1871).

2. Jænsch, *Ueber den inneren Bau und die sonstigen Eigenthümlichkeiten des Ambatsch*.... (Inaug.-Diss. Breslau, 1883.)

qui ne paraissent avoir en eux-mêmes qu'une utilité accessoire ou nulle et que l'on considère avant tout comme des résidus, la lignine joue un rôle mécanique si évident, qu'on n'a pas l'habitude de la ranger au nombre des sécrétions. Malgré cette adaptation habituelle, la lignine n'est qu'une forme des substances issues des transformations organiques et l'étude de ses localisations trouve naturellement sa place à côté des autres substances qui s'accumulent dans les tissus différenciés.

Comme son nom l'indique, la lignine a son lieu d'élection dans le bois et, si l'on considère des organes où elle est réduite au minimum, elle ne se rencontre pas en dehors des vaisseaux ou des trachéides. Le dépôt de la lignine dans ces éléments est tellement général, il est devenu palingénique pour un phylum si vaste, qu'on ne saurait y chercher des caractères différentiels entre les familles, ni, à plus forte raison, des preuves de la parenté des divers termes d'une série naturelle.

Il est d'autres éléments, où la répartition de la lignine, étant d'une nécessité moins absolue, offre les mêmes modifications que la distribution des divers organes sécréteurs et acquiert un certain intérêt taxinomique. Je ne reviendrai pas sur les rapports de l'accumulation de la lignine avec le dépôt d'oxalate de chaux : on a vu plus haut que, dans certaines tribus, comme les Trifoliées, il y a de véritables *idioblastes lignino-cristallifères*. Je veux envisager seulement l'accumulation de la lignine dans le *stéréome*.

D'après M. Petit, « le sclérenchyme existe dans le pétiole de toutes les Légumineuses, sauf les *Trifolium* et les *Medicago*. Son existence n'est pas en relation avec la lignosité de la plante ; elle ne dépend que des affinités naturelles de cette plante. Il en résulte que la présence du sclérenchyme dans le pétiole constitue un bon caractère de famille. » Il faut en rabattre un peu de cette appréciation ; mais pour en juger la valeur, il est bon d'expliquer ce que l'on entend par sclérenchyme. M. Wiesner[1] réserve le nom de *sclérenchyme* aux cellules rigides, à paroi totalement lignifiée,

1. WIESNER, *Elemente der Anatomie und Physiologie der Pflanzen.* (Wien. 1881.)

prenant souvent une teinte brune. Il oppose ces éléments aux *fibres,* caractérisées par une faible métamorphose chimique, par un certain degré de flexibilité, d'extensibilité et par l'absence de coloration. C'est précisément la fibre ainsi définie, qui constitue habituellement le stéréome des feuilles de Papilionacées. La lignification y est presque toujours partielle, car la zone interne à parois réfringentes est totalement réfractaire à la fuchsine, à la phloroglucine, etc. Ces fibres du rachis sont assez semblables aux éléments décrits par Sanio[1] dans le bois de la tige de l'*Ulex Europæus,* puis considérés par le même auteur[2] comme généralement répandus dans le libriforme de plusieurs familles, notamment des Papilionacées. M. Jännicke[3] a confirmé plus récemment les vues de Sanio sur la structure du libriforme des tiges de Papilionacées ; il voit dans l'existence de l'épaississement muco-cartilagineux (gallertig-knorpelige) un caractère général de la famille.

De divers travaux il résulte que ces éléments du système mécanique ont un rapport plus étroit avec le collenchyme qu'avec le véritable sclérenchyme. M. Schwendener[4] a observé chez les *Astragalus* le passage direct des cellules de collenchyme aux fibres (Bast). Pour M. Haberlandt[5] toutes les fibres libériennes (y compris celles qu'on rapporte au péricycle) seraient toujours représentées, à l'état jeune, par des éléments collenchymateux. Outre ce collenchyme définitif, il y aurait un collenchyme provisoire, que M. C. Müller[6] propose de nommer *protosclérenchyme.*

La lignine se dépose parfois non loin de la périphérie de la cellule collenchymateuse ; la couche muco-cartilagineuse interne est, dans ce cas, très épaisse chez la plupart des Papilionacées. Les fibres, dont les limites apparentes correspondent avec celles de la zone lignifiée, paraissent alors aplaties par compression

1. Sanio (Linnæa. 1857).
2. Sanio (*Botan. Zeitung,* 1860 et 1863).
3. Jännicke, *loc. cit.*
4. Schwendener, *Mechanisches Princip.*
5. Haberlandt, *Die Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen.* Leipzig, 1879.
6. Müller, *Ein Beitrag zur Kenntniss der Formen des Collenchyms.* (*Berichte der deutschen botan. Gesellschaft.* Bd. VIII. 1890.)

réciproque et indépendantes l'une de l'autre, tant il reste peu de substance intermédiaire. Ailleurs l'accumulation de la lignine se fait au voisinage de la cavité cellulaire. La couche lignifiée n'est doublée que d'un mince revêtement interne, réfractaire à la fuchsine ; mais en dehors d'elle il reste une abondante substance fondamentale, dans laquelle semblent plongées ou découpées comme à l'emporte-pièce des fibres à section circulaire. Ces deux types extrêmes se rencontrent avec des intermédiaires sur une même feuille. Le balancement entre la portion cellulosique intérieure et la portion cellulosique extérieure à la zone lignifiée offre un argument en faveur de l'équivalence de la couche muco-cartilagineuse et de la gangue collenchymateuse. Ce sont deux parties primitivement continues et les distinctions entre les principaux types de fibres résultent d'un phénomène accessoire. Suivant que la zone de la membrane prédisposée à se charger de la lignine est plus ou moins profonde, on obtient, soit l'aspect de fibres prismatiques munies d'un fort épaississement muco-cartilagineux, soit l'aspect de fibres cylindriques, presque totalement lignifiées, mais plongées dans une gangue collenchymateuse prédominante.

On trouve aussi des passages entre le collenchyme et le vrai sclérenchyme par l'intermédiaire des fibres muco-cartilagineuses. Chez le *Spartium junceum* les fibres de la tige sont totalement dépourvues de lignification, ce qui leur assure la flexibilité des éléments textiles. Chaque cellule est pourvue d'une paroi propre assez épaisse pour réduire la lumière à une ligne ; cette énorme couche cartilagineuse est séparée de la voisine par une substance fondamentale celluloso-pectique peu développée. Cette structure existe à la fois dans le péricycle et dans des cordons mécaniques, séparés de l'épiderme par deux rangs de cellules, et des massifs péricycliques superposés aux faisceaux par quelques cellules un peu allongées. Dans l'arc qui revêt, sur la face dorsale, la nervure médiane du pétiole, le péricycle est formé de fibres plus larges, à parois très épaisses, entièrement lignifiées et canaliculées : c'est le sclérenchyme typique. L'arc scléreux garde ces caractères dans la trace foliaire tout le long de l'entre-nœud qui précède la sortie des faisceaux. A la base de l'entre-nœud, les fibres changent de caractère : la couche ligneuse s'amincit; une couche muco-carti-

lagineuse la double intérieurement et finit par s'y substituer. Sur une coupe pratiquée au nœud (fig. 214), le péricycle du faisceau médian destiné à la feuille suivante offre un mélange de fibres à paroi muco-cartilagineuse, de fibres à paroi entièrement lignifiée et de fibres à structure mixte. Ces dernières sont les plus rares, car le changement s'opère souvent sans transition.

Parfois aussi, la lignification s'étend à toute l'épaisseur de la membrane, malgré la séparation tranchée de deux zones; la couche interne est plus faiblement imprégnée que l'autre : c'est ce qu'on voit par exemple dans les fibres situées à la face ventrale des faisceaux de la gaîne de l'*Anthyllis Barba-Jovis* (fig. 215).

Par suite de ces transitions, les éléments scléreux se relient à d'autres types histologiques; l'accumulation de la lignine dans les parois des fibres indique un degré d'organisation plutôt qu'un mode de différenciation et, suivant le stade de l'évolution auquel est arrivé l'élément considéré, la sclérose sera nulle ou manifeste. Dans un même individu, les différences sont très grandes suivant l'âge. Dans une série d'espèces, chaque terme s'arrête à un degré défini de lignification, et nous retrouvons, dans la phylogénie, les stades ontogéniques des termes supérieurs. Pour bien saisir les liens de parenté de groupes d'une certaine étendue, on tiendra plus de compte de l'existence d'éléments susceptibles de s'organiser en fibres que de l'apparition de fibres actuellement lignifiées. L'absence de sclérose marque souvent un simple arrêt de développement relevant des conditions de milieu. J'ai déjà montré, à propos du péricycle des Caryophyllées, que la zone externe, généralement scléreuse, reste molle dans les tiges charnues d'une espèce littorale, l'*Honckeneja peploides*. On n'y observe de traces de lignification que dans le pédoncule. Chez le *Stellaria uliginosa*, la sclérose est limitée à certaines régions et, dans les espèces xérophiles, où la tige est pourvue d'une forte gaîne rigide, le péricycle reste collenchymateux dans les renflements nodaux, protégés et soutenus par la base engaînante des feuilles. Les mêmes règles dominent l'évolution du stéréome des feuilles de Papilionacées.

En outre, le rapport d'épaisseur entre la zone muco-cartilagineuse et la zone lignifiée varie suivant les régions de la plante;

selon les espèces, diverses parties de la feuille sont le siège favori du stéréome. Chez les Trifoliées, la sclérose prédomine dans le limbe et suit, comme le dépôt des cristaux, une progression basipète. Plus fréquemment, la sclérose part de l'insertion de la feuille et s'arrête dans le rachis. Les renflements moteurs gardent dans le péricycle la structure collenchymateuse. Dans ceux de ces organes qui atteignent un grand volume, par exemple chez les *Desmodium Canadense, Alagi camelorum, Dalea alopecuroides* et, tout au moins, chez le *Soja hispida*, au niveau où le pétiolule commence à se dilater en limbe, quelques fibres externes s'entourent d'une gaîne lignifiée, taillée dans la gangue collenchymateuse à la façon des capsules du cartilage. Plus souvent les rayons médullaires du pétiolule et les fibres qui entourent la fausse moelle lignifient fortement la plus grande partie de leurs parois. La sclérose dans les organes flexibles, quand elle n'est pas limitée aux vaisseaux, tend donc à se localiser vers l'axe et à transformer la colonne creuse d'éléments mécaniques en un cordon plein et étroit : disposition dont l'avantage est évident. Le rachis est la partie de la feuille où le stéréome est le plus communément développé ; il peut même en posséder à l'exclusion de la tige, comme M. Plitt l'a indiqué à propos du *Thermopsis fabacea*. Cependant, d'après ce que nous voyons chez les Papilionacées, il est probable que l'examen de la tige s'imposera dans tous les travaux où l'on voudra apprécier la valeur taxinomique de ce tissu.

Les éléments mécaniques ne sont pas très répandus à la face ventrale du péridesme de la feuille et ils n'y ont pas toujours la même structure que les fibres de l'arc extérieur prolongeant le péricycle de la tige. Chez l'*Anthyllis sericea*, les faisceaux du rachis forment un cercle clos, dont l'intérieur est constitué par des éléments lignifiés. Sur la face ventrale et dans l'intervalle des trois faisceaux principaux du rachis de l'*Anthyllis Cornicina,* on trouve un arc de larges cellules à paroi totalement imprégnée de lignine. La différenciation de deux zones est bien accusée dans la gaîne de l'*Anthyllis Barba-Jovis,* quoique la zone interne offre une certaine lignification, plus faible d'ailleurs que celle de la zone externe. Chez l'*Anthyllis Tejedensis*, les fibres ventrales, comme les fibres dorsales, n'ont qu'un mince liséré muco-carti-

lagineux ; le reste de la membrane est lignifié. L'épaississement muco-cartilagineux est très visible dans une partie des cellules scléreuses de la face ventrale, sur les faisceaux moyens de la gaîne, chez l'*Anthyllis Vulneraria*. Dans les grosses nervures, un arc de cellules simplement lignifiées s'étend sur la face ventrale d'un bord à l'autre du cordon ligneux. A l'intérieur du cercle ainsi fermé se trouve une sorte de moelle collenchymateuse, dans laquelle sont découpées quelques fibres à section circulaire. Les fibres ventrales ressemblent aux fibres dorsales et sont munies, comme celles-ci, d'une couche muco-cartilagineuse dans le rachis des *Anthyllis podocephala, polycephala, Henoniana* (fig. 111), *cytisoides, Hymenocarpus circinnatus.*

Le *Coronilla varia,* le *Bonaveria Securidaca* (fig. 115) ont dans le rachis une fausse moelle lignifiée au moins à la périphérie. Chez l'*Hippocrepis comosa,* la couche muco-cartilagineuse est à peine indiquée dans le péridesme ventral.

Chez le *Hallia alata,* les fibres ventrales ont une forte couche interne non lignifiée ; elles sont remplacées par des éléments lignifiés, ponctués chez divers *Psoralea,* chez les *Lotopsora villosa, Amorpha, Dalea, Ebenus, Amicia, Hedysarum, Alagi, Indigofera, Wistaria, Requienia, Tephrosia,* etc.

Le stéréome dorsal (ou péricyclique) du rachis est plus intéressant que le stéréome ventral. Dans la tribu des Génistées la sclérose présente tous les extrêmes, comme si les caractères de la famille n'y étaient pas encore fixés. Le *Spartium junceum* à lui seul montre tous les passages entre le collenchyme et le vrai sclérenchyme dans le faisceau médian du pétiole et dans sa trace. Les faisceaux latéraux du pétiole ont des fibres textiles sans lignification ou avec un faible liséré rougissant par la fuchsine et isolant la forte couche réfringente de la mince lamelle moyenne. Le limbe n'a plus du tout de fibres.

Chez le *Sarothamnus scoparius,* le péricycle de la tige n'a que des fibres textiles, plus larges et à cavité plus grandes que celles du *Spartium.* Dans chaque côte on aperçoit un cordon intermédiaire de même structure et, plus en dehors, une grosse colonne, séparée de l'épiderme par une seule assise. Les fibres y sont plus étroites que dans les deux régions précédentes; elles se distin-

guent surtout par l'existence, autour de la couche muco-cartilagineuse, d'une zone faiblement lignifiée. La feuille n'a pas de stéréome, non plus que celle de divers Genêts.

L'*Erinacea pungens,* dont on faisait jadis un *Anthyllis,* se relie étroitement aux Génistées par son stéréome; mais il faut chercher ce tissu dans la tige, car l'arc péricyclique du pétiole est seulement collenchymateux. La tige renferme une quinzaine de côtes élargies et tronquées brusquement à la périphérie, séparées par des sillons aigus. Chaque côte renferme un cordon mécanique triquètre, dont la base étroite est externe, tandis que le sommet se perd dans le péricycle. Les fibres ont une paroi épaisse, dans laquelle on distingue une mince zone intérieure muco-cartilagineuse et une couche externe bien plus développée. Celle-ci présente le même aspect que l'interne, dans la profondeur du massif; mais elle s'imprègne faiblement de lignine dans les assises les plus périphériques.

Le *Physanthyllis tetraphylla* n'a dans la feuille qu'un arc collenchymateux exempt de lignine. Les vrais *Anthyllis* ont un stéréome, sauf pourtant l'*Anthyllis montana*. La Vulnéraire, considérée par de Candolle[1] comme le type des plantes les plus susceptibles de variations, présente une grande inconstance dans son stéréome, non seulement d'une plante à l'autre, mais dans une même feuille. Dans la gaîne, chaque faisceau est muni d'un massif péricyclique considérable, renfermant des îlots scléreux à la périphérie et des fibres généralement isolées dans la profondeur et jusqu'au voisinage des cordons cribreux (fig. 107, 108). La couche muco-cartilagineuse est très réduite dans les premiers, au moins trois fois plus forte que la couche lignifiée dans les dernières. M. Lecomte[2] a noté des différences analogues entre les fibres libériennes et les fibres extra-libériennes de la

1. A. P. de Candolle, *Théorie élémentaire de la botanique* (2e édit., 1819, p. 202). Le dernier auteur qui s'est occupé du polymorphisme de l'*Anthyllis Vulneraria* ne distingue pas, dans l'espèce, moins de 9 variétés notables. (E. Sagorski, *Ueber den Formenkreis der* Anthyllis Vulneraria, etc. — *Deutsche Bot. Monatsschrift*. 1890.)

2. Lecomte, *Contribution à l'étude du liber des Angiospermes.* (*Annales des sciences naturelles,* 7e série; t. X, 1889, p. 223.)

tige du *Wistaria Sinensis,* en ajoutant que les fibres extra-libériennes confinant au liber se comportent comme celles du liber lui-même. Seulement, d'après M. Lecomte, les membranes présenteraient exclusivement les réactions de la cellulose dans la région profonde, exclusivement les réactions de la lignine dans la région superficielle. « Cette différence, dit fort justement l'auteur, ne peut être attribuée qu'à la nature du milieu spécial dans lequel se développent ces fibres. »

Dans le faisceau médian d'une gaîne de l'*Anthyllis maritima,* qui est apparemment une simple variété de l'*A. Vulneraria,* la lamelle moyenne d'aspect collenchymateux était épaisse et les parois propres des fibres, au lieu de se comprimer réciproquement, gardaient une section circulaire. La couche muco-cartilagineuse était réduite dans ce cas à un mince revêtement interne (fig. 218).

Chez l'*Anthyllis podocephala,* les fibres de la gaîne ont la coupe polygonale avec une forte couche muco-cartilagineuse entourée d'une faible zone lignifiée. Dans le rachis proprement dit, la lignification progresse sans modifier la forme des éléments. Dans le limbe, quelques fibres se découpent dans la masse collenchymateuse et ont une couche lignifiée à contours arrondis, doublée d'un faible revêtement interne. Les fibres se compriment réciproquement et ont la zone lignifiée moins puissante que la zone interne chez les *Anthyllis Barba-Jovis, sericea, Henoniana.* Chez cette dernière espèce, la couche interne obstrue presque la lumière et la couche lignifiée ne lui est pas très inférieure. Chez l'*Anthyllis Tejedensis,* cette dernière envahit presque toute l'épaisseur.

Les trois *Anthyllis* de la section *Aspalathoides: A. Hermanniæ, cytisoides, genistæ* ont l'épaississement muco-cartilagineux de puissance moyenne dans le rachis, presque nul dans la gaîne, très fort dans la tige ; la couche lignifiée suit la progression inverse.

La section *Cornicina* est moins homogène en apparence, car l'*Anthyllis Cornicina* a des fibres polygonales, limitées par un simple liséré lignifié, enveloppant une forte couche muco-cartilagineuse ; l'*A. lotoides* a les fibres arrondies, presque réduites à

la portion lignifiée avec un faible revêtement muco-cartilagineux ; l'*A. hamosa* n'a plus que du collenchyme dans lequel sont différenciées de rares gaînes lignifiées (fig. 217).

L'*Anthyllis Chilensis* et le *Cytisopsis dorycniifolia* sont identiques entre eux et se comportent comme l'*A. Cornicina*. L'*Helminthocarpum Abyssinicum* ressemble aussi à l'*A. Cornicina*, l'*Hymenocarpus circinnatus* à l'*A. lotoides*. Or, l'affinité des *Hymenocarpus* et des *Cornicina* était déjà admise par de Candolle ; celle des *Helminthocarpum* et des *Hymenocarpus* est évidente. Si l'on se bornait à constater la différence de situation de la couche lignifiée chez ces diverses plantes, on refuserait toute valeur aux caractères des fibres ; si au contraire on admet l'équivalence de la couche muco-cartilagineuse et de la substance fondamentale collenchymateuse, dans le sens indiqué plus haut, tout s'explique naturellement.

Le *Dorycnopsis Gerardi* ne diffère pas de l'*Helminthocarpum*. Chez le *Tetragonolobus siliquosus*, les larges fibres ont les deux couches à peu près égales dans le rachis et même dans les grosses nervures du limbe, quoique la lignification soit plus faible dans ces dernières. La même disposition se retrouve chez l'*Hosackia glabra*. La lignification, chez l'*Hosackia crassifolia*, est limitée à une mince couche et inconstante dans le rachis, nulle dans le limbe. Elle manque tout à fait au *Bonjeanea recta*. Au sommet du rachis et dans la nervure médiane du limbe du *Dorycnium suffruticosum*, il n'y a qu'un arc collenchymateux, dans lequel sont taillées, çà et là, quelques fibres lignifiées. A la base de la gaîne, les fibres se serrent et se compriment ; leur couche ligneuse est puissante, la zone muco-cartilagineuse, quoique très distincte, est mince dans le rachis ; elle est plus développée dans la tige.

Les feuilles des *Lotus* sont inégalement pourvues de stéréome. On ne trouve que du collenchyme dans la plupart des exemplaires de *Lotus corniculatus*, notamment de la variété *crassifolius*, chez les *L. tenuis, Jacobæus, odoratus, Wrangelianus, sessilifolius, Ægeus, parviflorus*, etc. L'énorme épaississement muco-cartilagineux du *L. glaucus* est bien circonscrit, sans être limité par une couche lignifiée : en sorte que les fibres ressemblent aux

éléments textiles du *Spartium junceum*. Chez le *L. leucanthus* et dans la variété *villosus* du *L. corniculatus,* quelques fibres sont éparses dans l'assise externe ou dans une couche plus profonde de l'arc péricyclique. La sclérose est avancée dans le rachis des *L. ornithopodioides, edulis, Lancerottensis,* car les fibres se serrent, prennent une section polygonale, et leur couche muco-cartilagineuse robuste est entourée d'une zone lignifiée presque aussi épaisse.

Le *Scorpiurus vermiculata* offre une disposition peu commune, car la couche lignifiée très faible et peu rigide dans la tige et à la base du pétiole, s'élargit à mesure qu'on s'élève et, dans la nervure médiane du limbe, elle se substitue presque entièrement à la forte couche muco-cartilagineuse de la base. Chez l'*Hammatolobium lotoides* et le *Ludovicia Kremeriana,* la lignification concorde avec le *Scorpiurus* dans la tige, mais s'efface dans la feuille. Il en est de même chez l'*Ornithopus compressus*. La lignification y est même plus faible et plus inconstante dans la tige. Pourtant on retrouve quelques traces de lignification autour des puissantes couches muco-cartilagineuses des fibres dans la nervure médiane du rachis. La zone lignifiée est plus appréciable dans la tige et le rachis de l'*Ornithopus ebracteatus*. Elle devient prédominante sur la couche muco-cartilagineuse dans le rachis de l'*O. perpusillus*.

Chez le *Bonaveria Securidaca,* la couche lignifiée est faible et la couche interne robuste dans la tige et à la base de la feuille. La proportion est renversée au sommet du rachis. L'épaississement muco-cartilagineux forme la partie de beaucoup la plus considérable de la paroi des fibres dans la tige, la gaîne, le rachis des *Coronilla minima* et *coronata;* tantôt cette membrane propre se perd dans la gangue collenchymateuse, tantôt et plus rarement elle est circonscrite par une zone à lignification assez diffuse. Le liséré lignifié est mince, mais mieux défini, dans la tige du *Coronilla scorpioides;* dans le rachis la couche lignifiée devient au moins égale à la couche interne. La zone lignifiée, encore étroite dans la tige du *Coronilla varia,* est trois fois plus forte que l'autre dans le rachis. Quelques fibres de la nervure médiane du limbe s'entourent d'une couche de lignine taillée dans l'arc

collenchymateux. La tige et le rachis offrent des caractères analogues chez les *Podostemma hosackioides* et *Hippocrepis comosa*.

Les membranes doubles sont habituelles chez les vraies Hédysarées, avec des variations dans la puissance relative des deux couches et dans la quantité de fibres qui atteignent ce degré de développement. Je les ai constatées chez des *Onobrychis, Hedysarum, Desmodium, Alagi, Ebenus, Zornia, Adesmia, Stylosanthes, Arachis;* chez les Psoraléées : *Psoralea, Hallia, Amorpha, Dalea, Petalostemon,* chez le *Lotopsora villosa;* chez diverses Galégées : *Glycyrrhiza, Indigofera, Requienia, Tephrosia, Wistaria, Galega, Sutherlandia, Colutea, Astragalus, Caragana, Halimodendron, Robinia,* etc., chez plusieurs Phaséolées.

La lignification est très variable parmi les Trifoliées. C'est dans cette tribu seulement que M. Petit admettait des exceptions; mais il n'est probablement pas un genre un peu étendu qui ait le rachis partout exempt de sclérose. Le genre *Trifolium* lui-même en offre dans le rachis de quelques espèces, sans parler des conditions spéciales qui amènent le stéréome à abandonner le pétiole pour s'accumuler dans le limbe. Dans le rachis du *Trifolium Lupinaster,* quelques fibres à section circulaire, taillées dans le collenchyme et formant dans la nervure médiane jusqu'à deux assises complètes, ont une paroi propre bien lignifiée avec couche interne muco-cartilagineuse et une lamelle unissante légèrement infiltrée de lignine. Dans la gaîne, la couche lignifiée s'amincit, tandis que, dans la tige, elle est forte et les fibres rigides prennent une coupe polygonale.

Chez les *Trigonella cærulea* et *Fœnum-græcum,* la couche lignifiée ne dépasse pas la base du rachis; elle l'atteint à peine chez les *Melilotus alba* et *officinalis*. Le *Parochetus communis* n'a pas de lignine dans les fibres de la feuille; la zone externe des fibres de la tige est faiblement imprégnée.

Les *Ononis* offrent des différences comme les Trèfles. L'*O. fruticosa* a, dans le rachis, un arc de fibres serrées, toutes lignifiées dans la partie externe. La couche lignifiée est même supérieure à la couche interne dans la gaîne, tandis que la lignification est ordinairement nulle chez les *Ononis Natrix* et *altissima*.

La couche lignifiée est faible chez le *Cicer arietinum*. Les deux zones sont en général bien organisées chez les Viciées.

Les exemples qui précèdent indiquent quel parti on peut tirer du mode de dépôt de la lignine dans le péricycle de la feuille. On ne peut pas toujours prévoir, d'après le port du membre et la lignosité de l'espèce prise individuellement, l'importance de la sclérose. Il y a une tendance, dans certaines séries, à produire habituellement des fibres lignifiées. Le fait est particulièrement frappant chez des herbes naines et charnues comme certaines Coronilles. Mais si nous examinons comparativement la physionomie générale des tribus où la lignification est inconstante et des tribus où elle est la règle, nous voyons que les premières sont essentiellement des herbes; les secondes sont plutôt des plantes frutescentes. D'un côté nous avons les Trifoliées et les Lotées; de l'autre nous avons les Hédysarées, les Galégées, etc. Aux Lotées herbacées se rattachent les Ornithopées; aux Hédysarées sous-ligneuses se lient les Coronillées.

Si nous prenons une tribu où le caractère est cénogénique et en pleine évolution, le rapport entre le degré d'organisation de la fibre et la lignosité de l'espèce devient incontestable. Le *Trifolium Lupinaster* est peut-être le plus coriace des Trèfles. L'*Ononis fruticosa* dépasse en lignosité ses congénères. M. Petit a été trop loin en admettant que la lignosité de la plante n'a rien de commun avec la lignification du pétiole. Je viens d'indiquer dans quelle mesure la notion phylogénique explique certaines discordances entre les deux facteurs primitivement corrélatifs. Mais en ramenant à sa valeur réelle l'accumulation de la lignine dans les éléments prédisposés à la recevoir, nous voyons s'effacer les divergences qui semblaient tout d'abord exister entre espèces voisines. Du moment que la différenciation morphologique du stéréome, antérieure à sa différenciation chimique, garde la constance qui fait défaut à celle-ci, la conclusion de M. Petit se trouve être exacte et le *mode d'organisation* du stéréome, sinon son *degré d'organisation,* peut bien être uniforme dans la famille.

V. — Indications phylogéniques fournies par l'ensemble de l'appareil accumulateur.

Les documents font défaut pour apprécier les rapports entre le développement du stéréome et des autres systèmes accumulateurs. Le problème n'a pas même été posé. Nous avons déjà noté un certain parallélisme entre le dépôt de la lignine et le dépôt de l'oxalate de chaux. Les cristaux du pétiolule disparaissent, comme les fibres, du pourtour des faisceaux (endoderme et péricycle), tandis que les aiguilles du liber s'y maintiennent fréquemment ou que les fibres internes représentent tout le stéréome de cette partie de la feuille. Mais on ne saurait voir dans cette localisation des éléments rigides le plus près possible de l'axe qu'une adaptation commune aux conditions mécaniques de l'organe moteur et le résultat d'une sélection agissant dans le même sens sur la localisation de deux systèmes qui pourraient être d'ailleurs tout à fait indépendants. Mais voici un autre rapprochement plus instructif. Chez les Trifoliées les dépôts de lignine et les dépôts d'oxalate de chaux suivent dans le limbe une progression parallèle, comme on l'a vu plus haut. Dans le rachis et les stipules, l'accumulation de lignine, plus faible, se localise d'abord dans les cellules cristallifères au détriment des fibres, si bien que le péricycle y est souvent privé de toute sclérose. Cette remarque faite, je laisserai de côté le stéréome pour n'envisager que le développement relatif des autres systèmes accumulateurs.

Avec les Génistées, la famille débute par une absence totale de l'appareil sécréteur, envisagé dans les oxalifères, les tanifères, les poils glanduleux, les glandes incluses ou exsertes. Dans quelques espèces seulement nous voyons le type primitif de glandes épidermiques unicellulaires. Les divers systèmes accumulateurs sont donc cénogéniques dans la famille. Les *Astragalus, Biserrula, Colutea,* etc., n'ont que les émergences nodales.

Les cristaux se développent seuls, avec les émergences tanifères produites aux dépens des stipules, chez les *Hymenocarpus* et quelques *Anthyllis*. Ils s'ajoutent aux émergences des Astra-

galées, chez les *Galega, Sutherlandia, Caragana* et en outre à des nodules glanduleux chez les *Myriadenus.*

Les Trifoliées, les Viciées, quelques Phaséolées ont à la fois des cristaux et des poils glanduleux.

Parallèlement à cette série où le tanin manquait ou n'occupait pas des éléments différenciés, nous trouvons les espèces munies de tanifères. Une Trifoliée exceptionnelle occupe le rang inférieur, car, outre les cellules à tanin, elle ne possède que quelques poils glanduleux d'un type peu évolué. A part ce type aberrant, présenté par le *Parochetus,* toute la série des plantes tanifères possède des cristaux et alors nous avons deux branches divergentes, dont l'une est dépourvue de poils glanduleux, tandis que l'autre en est munie.

La première branche a sa souche dans les *Anthyllis* sans tanin et comprend tout le reste des Lotées, les Ornithopées, qui ont, aussi bien que les Lotées, les stipules frappées de dégénérescence tanique et les Coronillées qui ont des stipules normales. Elle se continue, d'une part avec de vraies Hédysarées qui ont en outre des massifs glanduleux inclus ou saillants, telles que les *Æschynomene, Sœmmeringia, Smithia, Stylosanthes, Adesmia.* Les *Zornia* ajoutent à tous ces systèmes des émergences localisées aux nœuds. Les *Ebenus* ont encore les émergences nodales, mais non les nodules sécréteurs. Il en est de même de quelques Galégées : *Robinia, Halimodendron,* bien que l'état primitif des tanifères rapproche plutôt ce dernier genre des *Caragana.* Les *Amorpha, Dalea* manquent aussi de poils glanduleux et possèdent, comme les Hédysarées précédentes, des oxalifères, des tanifères et des nodules glanduleux ; ces derniers sont remplacés par des glandes unicellulaires chez les *Petalostemon* et *Arachis.*

Les *Psoralea* et les *Hallia* appartiennent à la seconde branche, car ils ont, en outre des systèmes précédents, des poils glanduleux. Le *Lotopsora villosa* n'en diffère que par la substitution, aux nodules inclus, de poils glanduleux spéciaux. Les *Glycyrrhiza* à leur tour se confondraient avec le *Lotopsora villosa,* si le dimorphisme des poils glanduleux n'y disparaissait pour faire place uniquement au type particulier. Il n'y a pas de nodules sécréteurs, mais bien des poils glanduleux, des oxalifères et

des tanifères chez les *Hedysarum, Desmodium, Alagi,* chez des Galégées, telles que *Wistaria Sinensis* et chez beaucoup de Phaséolées.

C'est un fait bien singulier que l'existence presque constante de cristaux d'oxalate de chaux chez les Papilionacées munies de tanifères; mais la réciproque n'est pas vraie. L'exception fournie par le *Parochetus* doit mettre en garde contre une généralisation qui serait sans doute contredite par l'étude d'autres familles. Néanmoins il semble que les conditions biologiques spéciales aux Papilionacées ont établi une étroite relation entre les processus chimiques qui président à l'accumulation des tanins et ceux qui provoquent l'apparition des cristaux. Cette vue trouve sa justification dans le balancement qui s'observe, chez plusieurs espèces, dans la répartition des tanifères et des oxalifères.

Les cristaux sont abondants dans le liber de la plupart des *Anthyllis,* en même temps que le tanin est étranger aux faisceaux. Ils sont moins constants dans le liber des *Lotus,* bien que les tanifères ne pénètrent pas au delà de la zone externe du péricycle. Chez les espèces munies habituellement de tanifères dans le liber, cette région n'a pas de cristaux. Je n'ai observé la coexistence des deux systèmes sécréteurs libériens que chez le *Bonjeanea recta.* Dans cette espèce les cristaux sont très abondants dans le parenchyme libérien du rachis, du pétiolule et même du limbe ; quelques tanifères leur sont mélangés dans le rachis seulement.

Chez les *Anthyllis cytisoides* et *genistæ,* l'exoderme est tanifère et les cristaux occupent l'assise suivante ; l'endoderme à tanin refoule également l'oxalate dans le péricycle et le liber. Chez les *Anthyllis Hermanniæ, Barba-Jovis, sericea, Henoniana,* le tanin du limbe abandonne l'exoderme occupé par de nombreux cristaux. Chez le *Dorycnopsis Gerardi,* les cristaux s'accumulent dans le liber et abandonnent le péricycle au tanin. L'exoderme tanifère du *Cytisopsis dorycniifolia* recouvre des assises cristallifères plus profondes. Les cristaux sont très rares dans l'exoderme à tanin de l'*Hammatolobium lotoides ;* ils abondent dans l'exoderme sans tanin du *Ludovicia Kremeriana,* proche parent de l'espèce précédente. Les cristaux prédominent dans les fines nervures des *Scorpiurus,* le tanin dans les gros faisceaux. Chez plusieurs *Lotus,*

les cristaux abondent dans le liber du rachis, tandis qu'ils sont tous péricycliques ou endodermiques dans le limbe où la périphérie des faisceaux contient peu ou point de tanin.

Dans le parenchyme du limbe d'un *Anthyllis maritima* muni de tanin, j'ai été frappé de l'absence de l'oxalate qui existe d'ordinaire dans la région correspondante de l'*A. Vulneraria*. Cette pénurie était d'autant plus remarquable que la station littorale n'est pas faite pour réduire le système cristallin. D'autre part, la gaîne et le rachis, dépourvus de tanifères, étaient littéralement criblés d'oxalate de chaux.

On trouve donc souvent une substitution entre un système et l'autre, et, si réellement le genre *Parochetus* devait être maintenu parmi les Trifoliées, l'équivalence physiologique des deux sortes de dépôts trouverait une nouvelle preuve dans le remplacement total de l'appareil oxalifère des autres représentants de la tribu par un appareil tanifère, chez le *Parochetus*.

CONCLUSION

Au cours de cette étude, les divers caractères de la feuille ont été suivis dans leurs variations à travers de nombreuses espèces. Les données nouvelles abondent, car, si la morphologie externe de la feuille des Papilionacées a déjà attiré l'attention des taxinomistes, on n'en a pas tiré grand parti, et cela pour plusieurs motifs. Les botanistes descripteurs ont confondu des caractères, comme la découpure du limbe et la présence de glandes marginales, qui n'ont rien de commun, si ce n'est une grossière apparence ; ils négligent les procédés qui leur donneraient une idée exacte des parties délicates comme les poils ; ils n'apprécient pas la valeur des organes rudimentaires comme les émergences tanifères des Lotées.

Pour rapporter chaque système anatomique à sa région et donner une base solide aux comparaisons, j'ai dû envisager la topographie foliaire dans son ensemble et préciser des notions moins bien élucidées pour la feuille que pour les autres membres.

Les conclusions, générales ou spéciales, de ce long travail d'observation et de critique forment le fond même du présent Mémoire ; elles se trouvent indiquées dans chaque chapitre. Je n'y reviendrai pas. Je veux seulement : 1° montrer ce que devient le phylum des *Anthyllis* par la mise en œuvre de ces documents nouveaux ; 2° indiquer la valeur des principaux caractères dans cette branche généalogique.

I.

Voici d'abord la caractéristique de la feuille des *Anthyllis,* telle qu'elle résulte de la comparaison des espèces rangées dans les anciens genres *Vulneraria, Barba-Jovis* et *Aspalathoides.*

Feuilles simples ou d'un type imparipenné, qui peut être mal défini ou passer à la digitation dans les bractées. — Folioles entières.

Les stipules ont atteint le stade hyperpalingénique, mais assez récemment pour que la forme primordiale reparaisse çà et là par atavisme, concurremment avec les émergences tanifères, et pour que l'évolution compensatrice de stipules secondaires soit à peine annoncée à une période moyenne de l'ontogénie.

Pas de stipelles, d'émergences nodales, de massifs ou de poils glanduleux.

Les poils flagellifères sont nettement divisés en trois régions unicellulaires (sauf de rares anomalies chez l'*A. Chilensis*). Le flagellum a une structure bifaciale ; car l'épaississement pectique est réduit à une gouttière ventrale s'il est faible et reste prédominant à la face ventrale s'il est puissant ; de plus il est inversement proportionnel, dans son développement, aux verrucosités de la cuticule.

Cotylédons et feuilles primordiales de conformation simple.

Stomate entouré de trois cellules ou davantage.

Massif scléreux souvent arrêté au stade de collenchyme ou protosclérenchyme. — Cristaux dans l'épiderme ventral du tube calicinal, dans le tissu fondamental et dans les faisceaux des feuilles (liber et péridesme). — Tanifères ne dépassant pas l'état inférieur des systèmes du tissu fondamental.

Les *Cornicina* ne sortent pas du cadre ainsi tracé ; mais l'absence ou la grande réduction des oxalifères libériens et l'existence d'un appareil stomatique presque défini comme crucifère-accombant en font une section extrême du genre, aussi bien que leur calice peu renflé et leurs étamines dont la monadelphie est fugace.

L'*Anthyllis Chilensis* a bien une feuille d'*Anthyllis,* tout en se distinguant par la puissance énorme des systèmes oxalifère et tanifère. Ce dernier serre de plus près les faisceaux que chez aucun de ses congénères. Le *Cytisopsis dorycniifolia* reproduit dans la feuille la structure de l'*A. Chilensis* et ne peut en être séparé génériquement d'après ce membre, bien que l'inclusion des tubes à tanin dans les massifs fibreux marque un pas de plus dans la

voie qui conduit aux *Lotus*. C'est donc au niveau des *A. Chilensis* et *Cytisopsis* que s'établit le contact entre les Lotées à légume indéhiscent et les Lotées à légume bivalve. Les deux types ont d'ailleurs le légume exsert, caractère exceptionnel parmi les *Anthyllis*. La monadelphie de l'*A. Chilensis*, opposée à la diadelphie du *Cytisopsis*, est un caractère trop isolé, trop inconstant d'ailleurs vers le niveau phylogénique auquel appartiennent les *Anthyllis*, pour justifier une séparation bien profonde entre les deux genres. Que l'on place la limite du genre *Anthyllis* en deçà ou au delà de l'*A. Chilensis* ou même après le genre *Cytisopsis*, le *C. dorycniifolia* reste étroitement affilié aux *Anthyllis*.

Le genre *Physanthyllis* est plus fortement séparé des *Anthyllis*, notamment de la section *Cornicina*, par le tanin desmique, bien que la libération tardive de l'étamine vexillaire le rapproche de cette section. La limitation des tanifères à la face ventrale des faisceaux montre que la distance qui les en sépare n'est pas encore bien grande.

Le genre *Dorycnopsis* en est plus écarté ; l'intervalle qui l'éloigne des *Anthyllis* le rapproche d'autant des *Dorycnium* et des *Lotus*. Il a d'ailleurs le calice à peine renflé, conformément aux *Cornicina* et contrairement aux *Physanthyllis*.

Toutes ces plantes, y compris celles qui ne peuvent rentrer dans une définition rigoureuse du genre, tiennent de près aux *Anthyllis* et sont issues de la même souche que ces derniers. Il en est tout autrement des *Anthyllis Erinacea, tragacanthoïdes* et *Numidica, ononides*.

L'*Erinacea* n'a pas d'appareil accumulateur ni d'émergences tanifères. Ses poils mécaniques sont d'un type inconnu chez les *Anthyllis*, répandu au contraire chez les Genêts, où l'on retrouve même la structure scalariforme dans la facette d'insertion de la navette. On en a fait à bon droit une Génistée. Le calice urcéolé, malgré toute la fixité qu'il a acquise parmi les *Anthyllis*, offre donc un caractère moins fidèle dans cette série que l'appareil accumulateur ou la structure des poils.

L'*Anthyllis ononides* de Burmann est, lui aussi, une Génistée. Son attribution aux *Lotononis* par de Candolle est confirmée par toute la structure foliaire.

Les *Anthyllis Numidica* et *tragacanthoides* s'opposent aussi aux *Anthyllis* par leurs stipules écailleuses, munies de saillies glandulaires et n'ayant aucune tendance à la dégénérescence tanique, par le défaut de systèmes accumulateurs ; ils sont bien classés parmi les *Astragalus*. Il en est de même des *Astragalus* des sections *Chronopodium* et *Anthylloides*.

Les *Ebenus* sont très différents des *Anthyllis*, puisqu'ils ont des stipules non dégénérées, mais concrescentes et oppositifoliées, des émergences nodales et des poils à flagellum épineux. Ils réalisent un degré plus élevé de l'appareil accumulateur, grâce au puissant développement des tanifères desmiques.

Les *Hymenocarpus* répondent à la définition du genre *Anthyllis*. Rien, dans la structure de la feuille, ne permettrait de les séparer de la section *Cornicina*. Tout au plus peut-on mentionner l'accombance moins habituelle des annexes stomatiques généralement au nombre de trois ; ce n'est là qu'une différence de degré. Le calice n'y est pas vésiculeux ; mais il ne l'est guère plus chez les *Cornicina*, et le caractère inverse a si peu de valeur chez les *Erinacea*, qu'on ne saurait s'exagérer l'importance de cette faible différence. La distinction entre les *Hymenocarpus* et les *Cornicina*, comme entre les *Cytisopsis* et l'*Anthyllis Chilensis*, se réduit à la diadelphie. L'isolement de ce caractère dans les deux cas en confirme donc simplement la variabilité au niveau de ce nœud phylogénique.

Le genre *Helminthocarpum* appartient au même nœud et la monadelphie, accusée dans la jeune fleur, s'efface, au cours de l'ontogénie, par la libération plus ou moins complète de l'étamine vexillaire, comme chez les *Cornicina* et *Physanthyllis*. Le calice étroit ne possède pas de cristaux épidermiques. Au reste l'*Helminthocarpum* offre tous les caractères des *Anthyllis* munis de tanin dans le tissu fondamental. Les tanifères sont puissamment développés jusqu'au contact des faisceaux. Ils rappellent surtout les *Anthyllis* de la section *Aspalathoides*, notamment l'*A. cytisoides*.

Les Eulotées sont dérivées des *Anthyllis*, dont elles reproduisent l'organisation foliaire, avec une définition plus nette et toute spéciale du type imparipenné, avec un progrès très marqué dans

l'appareil accumulateur, avec un degré bien plus élevé de la dégénérescence tanique des stipules primaires et l'évolution inverse des stipules secondaires. Elles ont leurs origines au niveau de l'*Anthyllis Chilensis,* qui est l'ancêtre immédiat des *Cytisopsis* à légume déhiscent et à étamines diadelphes, plus directement encore au niveau du *Physanthyllis,* qui unit, à un état hyperpalingénique de la monadelphie, un début d'appareil tanifère desmique, enfin et surtout au niveau des *Dorycnopsis.* Bien que la monadelphie se soit maintenue pour affirmer les liens génétiques des *Dorycnopsis* avec les *Anthyllis,* la complication des systèmes tanifères des faisceaux les place directement au contact des *Dorycnium* et des *Lotus.* L'ébauche unilatérale d'une foliole-stipule en fait aussi un type inférieur de Lotée. Les *Dorycnium, Bonjeanea, Lotus, Tetragonolobus* sont étroitement unis par les caractères de la feuille. Les *Tetragonolobus* tiennent le sommet de la série par le degré d'évolution des stipules secondaires et par l'accélération du développement de la plantule, déjà annoncée chez quelques *Lotus.*

Les *Bonjeanea* sont supérieurs aux *Dorycnium* par la tendance des tanifères à s'enfoncer jusque dans la région libérienne proprement dite. Mais une disposition aussi mal accusée, qui d'ailleurs se retrouve accidentellement chez les *Lotus,* ne suffit pas pour nécessiter une distinction générique. On peut donc dire simplement que les *Bonjeanea* tiennent la tête des *Dorycnium* et confinent étroitement aux *Lotus,* la structure foliaire ne donnant pas plus que les autres caractères de raisons péremptoires pour décider s'il faut en faire un genre distinct ou une section de l'un ou l'autre de ses proches parents.

La faible évolution des stipules secondaires des *Dorycnium* ne peut pas être considérée comme une preuve d'infériorité ; car elle est corrélative d'un raccourcissement de la feuille, lequel est un état dérivé. La disposition palmée qui résulte de cette contraction, et qui est poussée encore plus loin chez le *Lotus peliorhynchus,* rappelle les bractées des *Anthyllis* et pourrait être interprétée comme un phénomène d'atavisme, reproduisant le type des Génistées. Mais dans les conditions où il se présente, ce phénomène n'éclaire pas la généalogie des Lotées.

Le genre *Hosackia,* très voisin des précédents, a évolué isolément et parallèlement aux *Lotus,* à partir d'un nœud antérieur aux *Anthyllis* eux-mêmes, si l'on en juge d'après l'existence de vraies stipules dans certaines espèces.

Le *Bonaveria,* malgré son habitus de Coronille, est rapproché par Bentham et Hooker des *Anthyllis* ou plutôt des *Hymenocarpus,* dont il a les étamines diadelphes et le fruit indéhiscent. Le *Bonaveria* a bien l'organisation foliaire des *Anthyllis,* sauf sur quelques points importants. L'existence de tanifères desmiques montre un degré supérieur de l'évolution de l'appareil accumulateur ; mais la limitation de ces tubes à la portion ligneuse du péridesme le place à un niveau inférieur, au voisinage des *Physanthyllis.* L'absence de cristaux épidermiques dans les sépales rappelle l'*Helminthocarpum* et fait rejeter le *Bonaveria* aux confins de la série des Lotées, dont il se montre le précurseur par les stipules primaires peu développées, mais encore normales, malgré une légère indication de la dégénérescence tanique. Les poils flagellifères ne ressemblent pas à ceux des *Anthyllis* ni des Eulotées. Mous et articulés sur les bords des dents du calice, ils ont, dans les autres organes phyllomateux, un flagellum court, ovoïde, à paroi d'épaisseur uniforme, sans couche pectique bien distincte.

Les caractères des poils et de l'appareil accumulateur rattachent directement le *Bonaveria* aux *Coronilla.* Les stipules de ce dernier genre, parfois semblables à celles du premier, en diffèrent pourtant par le défaut absolu de transformation tanique: en sorte que le genre *Coronilla,* tout en étant le plus proche parent du *Bonaveria,* est plus écarté que lui de la voie qui mène aux *Lotus.* Le genre *Hippocrepis* continue la série détachée des *Bonaveria* et débutant par les *Coronilla.*

A cette série se rattache aussi l'*Astragalus hosackioides* Royle, qui s'oppose à l'*A. lotoides* et à ses congénères par l'absence d'émergences nodales ou stipulaires, par l'existence de cristaux, aciculaires dans le liber, plus volumineux dans le tissu fondamental, par le développement des tanifères autour du bois des faisceaux. Tous ces caractères concordent avec ceux des Eucoronillées. Les poils flagellifères appartiennent à un type mal défini,

annonçant une période transitoire. Ils rapprochent l'*Astragalus hosackioides* des Eucoronillées plus que des Galégées, puisque l'épaississement pectique est parfois bifacial et que le manche, par la fréquence des cloisons transversales, rappelle une disposition répandue à cette période critique de l'évolution de la famille, conservée sur le calice du *Bonaveria* et des Coronilles, inconnue chez les Astragales. Il n'est donc pas possible de maintenir la désignation générique de cette plante. Bentham et Hooker soupçonnaient déjà son affinité avec les Lotées, puisqu'à la suite des Lotées à légume bivalve, ils renvoient à la description de la section *Podolotus* du genre *Astragalus*. Je n'ai pas pu étudier la fleur de cette espèce. Si la diagnose que Bentham et Hooker donnent de la section *Podolotus,* d'après Royle, lui est exactement applicable, on y verra un genre d'Eucoronillée, aberrant par le légume renflé à septum longitudinal et par les filets staminaux absolument dépourvus de renflement comme chez les Astragales. La dilatation du filet est d'ailleurs à peine indiquée chez les *Hippocrepis* et chez le *Bonaveria* lui-même : en sorte que sa suppression chez notre plante serait simplement l'exagération d'un état connu dans la section. De plus, l'*Astragalus hosackioides* correspond aux Coronillées par son inflorescence en ombelle et par son aspect général, caractères qui en feraient, tout comme la structure de la feuille, une Astragalée aberrante. Il est donc nécessaire de le distinguer génériquement. Pour rappeler ses affinités complexes avec les *Astragalus* de la section *Podolotus* et avec les Coronilles, je le nomme PODOSTEMMA (στεμμα = *corona*). L'espèce unique devient *Podostemma hosackioides* (Royle).

Les *Scorpiurus* gardent toujours les feuilles simples qui caractérisent le jeune âge des *Anthyllis* et, en outre, le type stipulaire faiblement dégénéré qui reparaît, par atavisme, dans les feuilles radicales de la Vulnéraire et des *Hymenocarpus*. Les émergences tanifères, qui représentent seules les stipules primaires chez les *Lotus,* sont, en effet, soulevées par une lame foliacée uninerve. Précurseur des Lotées par ce caractère, le genre *Scorpiurus* s'y montre plus directement affilié que les *Coronilla,* par ses cristaux épidermiques dans le calice et par ses

tanifères desmiques ventraux et dorsaux. Le système superposé au liber n'est pas encore localisé sur les flancs des massifs péricycliques comme chez les Eulotées. Enfin les poils à épaississement uniforme viennent à leur tour prouver que le type des Lotées n'est pas encore fixé à leur niveau. Le légume souvent subcontinu ou bien à articles inséparables réalise imparfaitement le caractère des Hédysarées. Mieux que tout autre, le genre *Scorpiurus* justifie donc cette remarque de Bentham et Hooker au sujet des Coronillées : « *Subtribus Loteis arcte affinis et forte melius iis adsocienda.* »

Les *Scorpiurus* se continuent directement avec les *Ornithopus, Ludovicia, Hammatolobium,* dont l'évolution présente les plus grandes analogies avec celle des *Lotus.*

Le rameau des Ornithopées, débutant par les *Scorpiurus,* est étroitement allié au rameau des Eucoronillées, débutant par les *Bonaveria* et leur association dans une sous-tribu est justifiée. Mais les deux rameaux sont divergents. Les Ornithopées se caractérisent par la dégénérescence tanique des stipules, par l'épaississement pectique en gouttière, qui manque seulement au genre nodal, par l'existence de tanifères latéro-dorsaux dans le péricycle, par la localisation des tanifères ventraux en face des vaisseaux et non sur leurs flancs. Tous ces caractères associent les Ornithopées aux Lotées, tandis que la forte déviation qui se manifeste, dès le début, chez les Eucoronillées, entraîne l'organisation hors de la sphère des *Anthyllis* et de leurs proches.

Cet ensemble de genres intimement reliés aux *Anthyllis* comprend toute la tribu des Lotées de Bentham et Hooker, à laquelle nous avons adjoint un groupe d'Hédysarées (sous-tribu des Coronillées) et le genre nouveau *Podostemma,* confondu jusqu'ici avec les *Astragalus* dans la tribu des Galégées.

La branche généalogique ainsi constituée répond, pour l'organisation de la feuille, à la diagnose du genre *Anthyllis,* pourvu qu'on y ajoute les restrictions suivantes :

Les stipules sont encore au stade palingénique ou au début de la dégénérescence chez les Eucoronillées, tandis que le dernier degré de l'évolution des émergences tanifères est atteint chez les Ornithopées et les Lotées, avec celui de l'épanouissement des

stipules secondaires dans ce dernier rameau. Le type normal du poil flagellifère à trois régions unicellulaires n'est pas encore intégré à la base du phylum. La forme vulgaire du flagellum n'est pas fixée au niveau du *Bonaveria*. L'épaississement pectique est centrique ou à un état inférieur de la disposition bifaciale chez les Eucoronillées et chez le *Scorpiurus*, type précurseur des Ornithopées et des Eulotées. La première feuille présente d'emblée la complexité définitive, par accélération ontogénique, chez les *Ornithopus*. L'appareil cristallin de l'épiderme calicinal manque au *Bonaveria* et à la plupart des Eucoronillées qui en sont issues. Il manque déjà aux *Helminthocarpum*, plus voisins des *Anthyllis*, et aux *Lotus* à calice très réduit. Les cristaux libériens, déjà inconstants chez les *Anthyllis* de la section *Cornicina*, sont absents de certains genres, ou de certaines espèces seulement. Les tanifères desmiques ont fait leur apparition chez les *Bonaveria* pour se conserver dans toutes les Coronillées, chez les *Physanthyllis* et les *Dorycnopsis* pour se maintenir parmi les Eulotées avec des variations de puissance et de localisation très importantes pour établir la filiation.

Tous les autres caractères, positifs ou négatifs, relevant de la composition des feuilles, de l'intégrité des folioles, des stipelles, des émergences nodales, des massifs et des poils glanduleux, des rapports entre l'épaississement et les ornements superficiels du flagellum, des stomates, du stéréome, des appareils oxalifère et tanifère, forment une constante dans le groupe ainsi défini. Cette somme d'affinités, venant s'ajouter à la conformité de l'inflorescence et des étamines, dont les filets (au moins ceux des étamines alternes) sont épaissis au sommet, entraîne les Coronillées vers les Lotées auxquelles elles sont si étroitement unies par les types extrêmes ou collectifs.

Les notions phylogéniques amènent ainsi à réformer la classification, en nous autorisant à reporter les limites de la tribu des Lotées au delà des Coronillées. On ne saurait méconnaître l'intérêt de l'articulation du légume et la valeur de ce caractère, lorsqu'il est fixé dans une série naturelle et qu'il devient l'enseigne commode à lire d'un ensemble de caractères concordants ; mais cette propriété est mal fixée au stade évolutif représenté par les

Coronilles. Si l'on peut y voir le prélude de l'organisation qui se fixera chez les Hédysarées, le caractère, isolé à ce niveau, est subordonné à la somme d'affinité qui unit les Coronillées aux Lotées.

D'autres Papilionacées ont une organisation foliaire inférieure au type des Lotées. Les Génistées nous ont apparu comme la souche de la famille, par le développement moyen de leurs stipules palingéniques et de leurs plantules, par l'appareil accumulateur nul, ou réduit à son plus simple rudiment avec les glandes unicellulaires. Mais la lacune qui les sépare des Lotées n'a pu être amoindrie par l'étude des formes critiques : le type des Génistées est aussi bien intégré dans les *Erinacea, Lotononis anthylloides,* que le type des *Anthyllis* dans la section *Aspalathoides*. L'intégrité des folioles, l'absence de stipelles, d'émergences nodales, de massifs ou de poils glanduleux, de stomates du type rubiacé sont communes aux deux tribus sans l'être à toute la famille. Les feuilles palmées des Génistées sont parfois représentées parmi les Lotées ; leur androcée monadelphe se retrouve chez les *Anthyllis ;* mais les caractères positifs de la tribu supérieure ne sont point préparés par des états intermédiaires. Les Génistées doivent donc être maintenues, jusqu'à plus ample informé, en dehors du phylum des *Anthyllis,* bien qu'elles puissent être considérées, avec beaucoup de vraisemblance, comme des rameaux précoces de la même souche.

Le genre *Ononis* est un des plus critiques, partant un des plus intéressants pour les recherches généalogiques. Comme les Génistées, il possède l'androcée monadelphe et les étamines biformes. Ces deux caractères l'opposent aux Trifoliées et à la plupart des Lotées. Seuls parmi ces dernières, les *Anthyllis* sont monadelphes. La dilatation terminale des filets rapproche le genre *Ononis* des Trifoliées et des Lotées pour l'éloigner des Génistées. L'appareil accumulateur interne existe chez les *Ononis* et non chez les Génistées ; mais il se réduit aux oxalifères comme chez les Trifoliées et chez quelques *Anthyllis*. La localisation et la forme des cristaux, la structure de leur sac lignifié sont conformes aux Trifoliées, non aux *Anthyllis*. Les poils glanduleux, quoique d'un type aberrant, font aussi de l'*Ononis* une Trifoliée, plutôt qu'une Génistée ou

une Lotée. Il en est de même des folioles dentées et des stipules. Les poils articulés sont d'un type à part, moins différencié que le poil flagellifère ; l'évolution spéciale des poils de Réglisse démontre la possibilité de la transformation d'un type dans l'autre. Pourtant, et malgré les liens importants qui rattachent les *Ononis* aux Génistées, en particulier au genre *Lotononis*, tout porte à croire que la divergence des deux séries est antérieure à la production des types connus de la nature actuelle. Les *Ononis* précèdent les Trifoliées, notamment les *Medicago*, qui sont, par leurs plantules, les plus inférieures des vraies Trifoliées et qui ont parfois conservé, dans les portions les moins modifiées des phyllomes primitifs, les poils articulés des *Ononis*. Les *Ononis* sont, d'autre part, proches parents des *Cicer* précurseurs des Viciées. C'est par leur intermédiaire que ces deux tribus se rattachent, très indirectement, au phylum des *Anthyllis*.

Le genre *Parochetus* n'est guère moins énigmatique après l'examen de la structure foliaire qu'à la suite de l'étude de sa morphologie externe. Les obstacles qui s'opposent à sa réunion aux Trifoliées se trouvent singulièrement accrus par l'absence d'oxalifères, par l'existence des tanifères desmiques, par le flagellum des poils à membrane mince et par la forme imparfaite des poils glanduleux. Ajoutez à cela la carène aiguë, qui manque aux Trifoliées, sauf aux *Ononis*, et la faible adhérence des stipules au pétiole. Le *Parochetus* rappelle beaucoup le *Bonaveria* par la localisation des tanifères, et par la fleur. La principale différence entre le *Parochetus* et les Lotées réside dans la forme cylindrique des filets ; mais le renflement est à peine indiqué chez le *Bonaveria*. Les dents des folioles sont peu accusées chez le *Parochetus*. Si les poils glanduleux manquent au *Bonaveria*, ceux du *Parochetus* marquent le stade le plus inférieur de la phylogénie. L'absence de cristaux est une différence profonde. Rappelons que les *Bonaveria* sont, à cet égard, inférieurs à la plupart des Lotées par l'absence des oxalifères de l'épiderme, c'est-à-dire de la forme la plus évoluée de l'appareil. Le *Parochetus* serait bien placé sur un rameau détaché des Génistées, non loin de la souche des *Ononis* et un peu au-dessous du niveau où s'est ébauché le type caractéristique des Lotées. On serait tenté d'en faire le type d'une tribu mort-née.

Les Galégées de Bentham et Hooker ne constituent point un groupe homogène. Le genre *Cyamopsis* se distingue à la fois par la monadelphie et par les poils à navette. Outre ces caractères déjà connus, qui le rapprochent des Génistées, il rappelle cette tribu par l'absence de tout appareil accumulateur. A tous ces titres, le *Cyamopsis psoraloides* s'éloigne beaucoup des *Psoralea*. Les *Indigofera*, auxquels il ressemble si bien par les anthères à connectif appendiculé, s'y relient aussi par la forme des poils, mais lui sont supérieurs par le développement de l'appareil accumulateur. Les *Cyamopsis* sont donc intermédiaires entre les Génistées et les Galégées et assez voisins du *Lotononis anthylloides* qui, lui aussi, rappelle les *Psoralea*.

Proche parent des *Lotononis*, le *Pleiospora cajanifolia* présente avec les *Psoralea* des analogies d'habitus qui n'ont pas échappé à Bentham et Hooker. Par la structure foliaire, c'est bien une Génistée. Cependant les glandes épidermiques simples sont peut-être le prototype des nodules complexes avec lesquels elles coexistent chez des genres évidemment affiliés avec les Psoraléées.

Les *Tephrosia* ont des graines strophiolées rappelant les Génistées; mais l'appareil accumulateur est représenté par des cristaux desmiques; le tanin y est limité au tissu fondamental; les poils glanduleux sont à un état rudimentaire rappelant le *Parochetus*. Ces caractères, tout en les plaçant au-dessus des Génistées, indiquent, par leur faible évolution, une divergence récente. La présence de cellules sécrétrices dans l'épiderme rappelle les *Heylandia*, auxquels on avait comparé les *Requienia*, aujourd'hui considérés comme les congénères des *Tephrosia*. Le genre *Tephrosia*, lui aussi, est donc intermédiaire entre les Génistées et les Galégées, peu distant du nœud des Lotées et des Trifoliées.

Les *Astragalus* et les genres voisins, par l'absence de poils glanduleux et d'appareil accumulateur interne, par la forme des poils à flagellum ou à navette, sont beaucoup plus proches des Génistées, auxquelles les rattachent encore les feuilles digitées de quelques espèces. Les *Colutea* ont une analogie de plus avec les Genêts dans l'existence des cellules sécrétrices de l'épiderme. Mais tous ces genres s'en distinguent par la diadelphie et révèlent leur

acheminement vers les Galégées par l'existence d'émergences nodales.

Rattaché à la sous-tribu des Astragalées, le genre *Glycyrrhiza* s'y oppose par l'évolution avancée de l'appareil sécréteur tanifère et oxalifère. Les poils glanduleux sont développés, mais avec une forme insolite, annonçant un rameau généalogique spécial. Il en est de même des poils à flagellum.

La seule plante comparable aux *Glycyrrhiza* pour les poils glanduleux est le *Lotononis villosa* Th. non Pommel. Les poils exceptionnels y coexistent avec le type vulgaire des Trifoliées et des Viciées. Le *Lotononis villosa* Th. possède aussi des cristaux desmiques et fondamentaux et du tanin desmique limité au liber. Les *Indigofera* et les *Glycyrrhiza* ont, en outre, des tanifères dans le péridesme ventral. Par les systèmes tanifère et oxalifère, par les poils glanduleux, le *Lotononis villosa* Th. se confond avec les *Psoralea,* dont les nodules sécréteurs trouvent leur représentant dans ses grosses glandes exsertes. Il est à noter que le clivage qui localise le nodule en dehors de l'épiderme physiologique chez les *Psoralea* est un acheminement vers le rejet de la glande à l'extérieur. Les poils flagellifères sont centriques dans les deux genres. Ils sont, il est vrai, dépourvus d'épaississement chez la plupart des *Psoralea ;* mais le manchon épais et dissociable du *Lotononis villosa* Th. se retrouve chez le *Psoralea lathyrifolia,* espèce aberrante qui occupe la base du genre. Le *Lotononis anthylloides* nous a déjà révélé des rapports entre les Génistées et les Lotées d'une part, les *Psoralea* de l'autre, puisqu'on en avait fait successivement un *Anthyllis* et un *Psoralea.* Le *Lotononis villosa* Th., malgré les apparences qui l'ont fait placer dans ce genre exceptionnel de Génistées, doit au contraire prendre place à côté des *Psoralea,* mais dans un genre à part que j'appellerai LOTOPSORA. L'espèce unique est le *Lotopsora villosa* (Th).

Le plus proche parent du genre *Psoralea* est le genre *Hallia,* qui lui est identique dans son appareil sécréteur jusque dans les détails de structure si particuliers des nodules épidermiques. Seulement les *Hallia* diffèrent des *Psoralea* ordinaires, pour concorder avec le *Psoralea lathyrifolia,* par la structure du flagellum et par les oxalifères épidermiques. Cette dernière espèce, étant dépourvue

de nodules glanduleux, s'est formée à une époque où le type de l'organe sécréteur, encore mal fixé, pouvait, soit disparaître totalement, soit donner une forme aberrante comme celle du *Lotopsora,* ou une forme un peu différente comme celle des *Amorpha,* où le réservoir devient central, en même temps qu'il se localise dans l'assise profonde de l'épiderme dédoublé. Les nodules exodermiques du *Dalea alopecuroides* représentent un terme plus avancé de la même progression. Le genre *Psoralea* a donc tous les caractères d'un groupe nodal. Cette situation est confirmée par l'inconstance dans l'intégrité des folioles.

Les cristaux épidermiques, peu développés chez les *Psoralea, Lotopsora, Hallia, Amorpha,* ont acquis toute leur puissance, d'une part dans les genres *Dalea* et *Petalostemon,* réunis par les auteurs aux Psoraléées, d'autre part chez les *Arachis* et les *Stylosanthes.* Ces deux derniers genres sont des Hédysarées ; ils sont unis aux *Psoralea* par les *Hallia,* que la morphologie florale rattache à la même tribu. D'autre part, certaines Hédysarées et les *Hedysarum* eux-mêmes ont, avec les poils glanduleux des *Psoralea* et des *Hallia,* les cristaux desmiques et fondamentaux, les tanifères péridesmiques et libériens des *Indigofera* et des *Glycyrrhiza.* Les sous-tribus des Stylosanthées, des Adesmiées, des Æschynoménées présentent aussi des saillies glanduleuses, homologues des nodules des *Psoralea;* une forme insolite de poils, mélangée aux poils glanduleux vulgaires, marque, chez le *Desmodium Canadense,* le dernier terme de la dégradation de ces organes, qui avaient pris chez les *Hallia,* autres Desmodiées, leur complet épanouissement. Du niveau des *Psoralea* se détache donc un rameau conduisant aux Hédysarées. Rappelons la remarque suivante de Bentham et Hooker : « *Legumen monospermum indehiscens ei Hedysarearum uniarticulatarum accendens, in Psoralieis Daleæisque plerisque, in Indigofera linifolia.* »

Les *Hallia* et les *Arachis* d'une part, les Psoraléées d'autre part ressemblent plus aux Anthyllidées que les Coronillées elles-mêmes par leur légume indéhiscent, oligosperme. Le nœud des Psoraléées se trouverait donc sur la souche des Eucoronillées vers le niveau d'où se détachent les *Anthyllis.* Les *Ebenus,* qui ont aussi le légume indéhiscent, mono-disperme, sont des Euhé-

dysarées, correspondant aux *Scorpiurus* par l'appareil accumulateur, mais rappelant les Galégées et les Trifoliées par les émergences nodales. Le flagellum anormal, avec ses épines creuses, pourrait être envisagé comme une exagération du flagellum à verrues creuses des Eucoronillées et de quelques Astragalées. Le *Podostemma,* qui appartient aux Eucoronillées, marque aussi, par sa grande ressemblance avec l'*Astragalus lotoides,* un acheminement des héritiers des *Lotononis* vers une série de Galégées.

Le groupe nodal des Psoraléées établit aussi le passage des Lotées aux Phaséolées, car ses appareils tanifère et oxalifère, y compris les cristaux épidermiques, ses poils glanduleux, ses poils flagellifères privés d'épaississement comme les poils crochus des Euhédysarées et des Desmodiées, ses stomates du type rubiacé sont répandus soit chez les *Phaseolus,* soit chez les *Clitoria.*

Quant aux Sophorées, elles ne se relient aux Lotées que bien indirectement. Les *Astragalus* de la section *Chronopodium,* qui formaient le trait d'union d'après de Candolle, ne ressemblent pas plus aux Lotées que leurs congénères. Les *Ammodendron* ont aussi des rapports avec les *Astragalus* et surtout avec les *Halimodendron,* mais non avec les *Anthyllis.* J'ai pourtant trouvé une espèce qui s'éloigne des vraies Sophorées par la structure de la feuille. Le *Sophora alopecuroides,* considéré déjà dans le Prodrome comme le type d'une section, peut-être d'un genre distinct, diffère des vrais *Sophora* par l'absence de tanin et de cristaux. Outre ces caractères négatifs, le défaut de poils glanduleux, la forme des poils flagellifères et des glandes épidermiques unicellulaires, qui rappellent les Génistées et les *Colutea,* la nature imparipennée des feuilles et un certain degré de diadelphie qui les opposent aux Génistées, en même temps que ce dernier caractère est contraire à la définition des Sophorées, marquent la place de cette espèce non loin du point où les Galégées ont divergé des Génistées. Il faut donc attacher une valeur générique au nom de PSEUDOSOPHORA, donné par de Candolle à une simple section et placer le *Pseudosophora alopecuroides* (L.) près des *Colutea.* Si c'est là que se trouve la souche des Sophorées, on voit que les rapports de cette tribu avec le phylum des *Anthyllis* sont bien indirects.

Pour permettre de saisir d'un coup d'œil les relations indiquées dans les conclusions qui précèdent, j'ai groupé les genres plus ou moins directement affiliés aux *Anthyllis* dans un tableau sous forme d'arbre généalogique. Ce mode de construction est nécessairement imparfait; car la nécessité de projeter tous les rameaux dans un plan sans les entrecroiser ne permet pas d'exprimer les rapports complexes. Le système des réseaux, adopté par M. Baillon pour la plantation du jardin de la Faculté de médecine, présente certains avantages qui manquent à une simple série ramifiée. Il indique même, beaucoup plus nettement qu'on ne se le figure d'ordinaire, les liens génétiques. Correspondant à l'aspect d'un arbre vu d'en haut, il exprime, mieux que toute autre construction, le degré de parenté collatérale, celui dont on a le plus souvent à tenir compte dans l'examen d'un groupe élevé de la nature actuelle. J'avais songé d'abord à faire deux tableaux exactement conformes à chaque procédé; mais pour éviter au lecteur la peine d'une comparaison laborieuse, j'ai cherché à concilier les deux systèmes dans une construction unique en disposant les rameaux et en en calculant les angles de divergence de façon à grouper en îlots les genres proches parents et à rapprocher ceux qui, sans avoir une consanguinité démontrée, ont pourtant, comme les *Medicago* et les *Hymenocarpus*, les *Physanthyllis* et les *Bonaveria*, les *Halimodendron* et les *Ammodendron*, une affinité assez apparente pour justifier cette association.

Voyez le tableau généalogique représentant le phylum des *Anthyllis* (en frontispice).

II.

Plusieurs des caractères qui m'ont permis de tracer ce tableau et qui tiennent un rang élevé dans le phylum des *Anthyllis* ont paru négligeables aux auteurs qui se sont appliqués à apprécier la valeur taxinomique de la structure de la feuille : tel est le mode d'épaississement des poils ou la localisation des tanifères. D'autres caractères, trouvés dominateurs dans des familles différentes, ont, chez les Papilionacées, une importance secondaire : telle est la disposition de l'appareil stomatique. *Un même carac-*

tère a une dignité très inégale dans des séries rapprochées. L'étude qui précède a montré plus d'un exemple de cette règle.

Je ne me suis pas borné à constater les ressemblances entre les espèces. En tenant compte seulement des identités, on n'a jamais réussi qu'à diviser le règne végétal en catégories fermées, sans découvrir les liens qui rattachent les divers cadres les uns aux autres. Convaincu que l'*étude des variations peut seule éclairer les règles de la fixité des caractères,* j'ai surtout porté mon attention sur les organes rudimentaires, sur les formes mal définies, sur les dispositions inconstantes. La morphologie comparée, révélant ainsi les indices précurseurs ou les vestiges des propriétés intégrées dans d'autres groupes, permet de saisir des liens généalogiques. Ces liens nous restent indéfiniment cachés, quand nous voulons tracer les grandes lignes de la classification d'après des caractères considérés *a priori* comme fixes ou dominateurs, et étendre à tout le règne végétal les résultats d'observations restreintes.

L'appréciation que je vais donner des divers caractères de la feuille s'applique simplement au phylum des Anthyllis; et si ce travail peut être utilisé dans l'étude d'autres séries végétales, c'est surtout en montrant combien il faut se défier des généralisations hâtives sur l'importance d'une disposition morphologique et combien, en revanche, on trouve d'indications précieuses dans les caractères les plus insignifiants en apparence, les plus variables même, pourvu qu'on en soumette l'appréciation à une critique patiente et attentive et qu'on recherche les *conditions dans lesquelles se montrent les formes exceptionnelles.*

A. — Les feuilles simplement composées sont un caractère de famille. Les exceptions se ramènent à un arrêt de développement. Le type imparipenné, général parmi les Lotées, est irrégulier chez les *Anthyllis,* qui tiennent de près à la souche Génistée à feuilles palmées.

L'intégrité des folioles oppose toutes les Lotées aux Trifoliées, notamment les *Hymenocarpus* aux *Medicago,* comme les Génistées du genre *Lotononis* aux *Ononis*. Les Hédysarées se comportent comme les Lotées ; les exceptions (*Sœmmeringia, Adesmia,* stipules d'*Æschynomene*) ne sont qu'apparentes. Les feuilles sont

réellement découpées chez une partie des *Cyamopsis* et des *Psoralea;* mais ces genres sont des types collectifs, appartenant à un groupe nodal, voisin de la divergence des Trifoliées à feuilles dentées, des Hédysarées et des Galégées à feuilles entières. C'est là seulement que l'intégrité perd sa valeur taxinomique.

Le degré d'évolution de la stipule présente un plus haut intérêt au point de vue de la sériation des Papilionacées. Les stipules, par leur grande constance, se montrent comme une formation réalisée chez les ancêtres de la famille et transmise à ses représentants primitifs. Elles entrent en régression dans des rameaux anciens comme les Génistées; mais c'est vers le niveau des *Anthyllis* que le stade hyperpalingénique s'est accompli avec la plus grande régularité et a laissé dans la nature actuelle une série de jalons, permettant de suivre tous les degrés de la dégénérescence qui a réduit la stipule à une simple émergence tanifère. A cet égard, les Coronillées se montrent étroitement unies aux Lotées.

Dans ce groupe des Coronillées-Lotées, la régression des stipules primitives ou stipules-phyllomes s'accompagne de l'épanouissement de stipules secondaires ou stipules-folioles. Celles-ci sont parfois, mais non constamment, unies aux émergences tanifères et les caractères des stipules finissent par s'intégrer en elles d'une façon complète dans le genre *Tetragonolobus* qui couronne la série.

J'ai dû réserver mon appréciation sur les stipelles, ces organes manquant aux Lotées, aux Trifoliées, aux Viciées, aux Génistées et en général aux espèces alliées aux *Anthyllis.*

Les stipules contractent avec le rachis des connexions qui se maintiennent à travers de longues séries. Concrescentes chez les Trifoliées, mais non chez le *Parochetus,* elles sont libres chez les Génistées, y compris les *Lotononis,* contrairement aux *Ononis,* mais non chez les Lupins.

Les émergences nodales manquent à toutes les Lotées et aux Génistées, qu'elles opposent à beaucoup de Trifoliées et de Galégées, notamment aux *Astragalus*. Elles établissent une distinction entre l'*Astragalus lotoides* et le *Podostemma hosackioides*. Si elles font défaut aux Coronillées, elles existent chez quelques Hédysarées, entre autres les *Ebenus.*

Les massifs glanduleux disséminés et les nodules inclus, leurs homologues, sont limités aux Psoraléées et à quelques Hédysarées. Ils subissent une série de modifications qui révèlent la filiation des membres de ce groupe.

Inconnus chez les Génistées, chez les Lotées, y compris les Coronillées, chez le rameau *Astragalus* de la tribu des Galégées, les poils glanduleux apparaissent, sous une forme insolite, chez les *Ononis* et les *Cicer*, pour se régulariser chez les Trifoliées et les Viciées. Ils ont encore une forme imparfaite ou aberrante chez le *Parochetus* et dans les termes inférieurs de la série des Galégées. Ils restent inconstants dans cette tribu et dans celle des Hédysarées.

Les poils flagellifères à trois cellules ont acquis une importance familiale. Les formes différentes de poils dits mécaniques ne se montrent que dans les termes inférieurs de la série. Les caractères du pied et du manche sont insignifiants. Le flagellum a une forme générale peu variable, sauf au début de l'évolution de la famille, puisqu'il est transformé en une tête ovoïde chez les *Bonaveria, Coronilla,* en navette chez un certain nombre de Génistées et chez les genres de Galégées qui en sont les héritiers directs.

La structure du flagellum et surtout son mode d'épaississement ont acquis une fixité suffisante pour opposer aux Trifoliées le phylum qui nous occupe : la disposition de la couche pecto-cellulosique en gouttière ayant évolué au niveau des *Anthyllis* pour s'intégrer dans les Lotées typiques. Un remarquable rapport s'est établi, dans cette branche phylétique, entre la puissance de la membrane et son mode d'ornementation.

B. — La nature charnue ou foliacée des cotylédons avait fourni une base à une division naturelle de la famille en deux grandes sections. Une étude plus complète des plantules révèle des liens généalogiques importants. Une comparaison attentive était nécessaire pour écarter une cause d'erreur provenant de la marche inverse suivie par l'évolution de la feuille primordiale dans diverses séries de Papilionacées. Dans une série, qui comprend la plupart des types étudiés ici, la puissance assimilatrice s'amoindrit dans la feuille primordiale, tandis qu'elle progresse dans le coty-

lédon par suite d'un exercice prématuré de la vie aérienne. Dans deux autres séries qui sont les Phaséolées d'une part, les Viciées d'autre part, la première feuille accélère sa différenciation, tandis que le cotylédon exagère ses caractères embryonnaires par suite d'un prolongement de la vie séminale. En évitant l'écueil que n'aurait pas manqué de faire surgir l'application de la loi de Fr. Müller soumise à une critique insuffisante, on saisit, dans la plantule de développement moyen réalisée chez les Génistées, le type initial légué aux Papilionacées primitives par leurs ancêtres immédiats. De cette souche commune divergent plusieurs branches, dont les autres caractères concordent avec les données ontogéniques.

Le polymorphisme des feuilles assimilatrices ne m'a pas fourni d'indication spéciale sur la filiation des *Anthyllis*. L'étude de certaines anomalies a montré seulement quelques transitions entre les types paripenné et imparipenné. Cela donne à penser que ces dispositions, devenues caractéristiques de telle ou telle tribu, ne suffisent point par elles-mêmes pour établir des distinctions fondamentales.

C. — Les cellules stomatiques sont au nombre de deux chez les Papilionacées. Les exceptions offertes par les *Colutea* ne sauraient infirmer la valeur de ce caractère, devenu presque constant dans la nature actuelle.

L'appareil stomatique est loin d'avoir la dignité taxinomique qu'on a voulu lui décerner en généralisant quelques observations particulières. Chez les Papilionacées il n'offre pas de caractères de famille ni même de tribu. Ses variations y sont très étendues, puisque, souvent indéfini, il offre aussi dans la plus grande pureté les types opposés qui ont acquis une parfaite constance dans la famille des Crucifères d'une part, dans la famille des Rubiacées d'autre part, et qu'il présente ces formes extrêmes chez des espèces voisines, parfois sur un même individu.

On a voulu expliquer l'uniformité de l'appareil stomatique dans certaines familles par l'indifférence physiologique de ses principales dispositions. Cette interprétation n'est pas plus exacte que la loi de la fixité familiale. Quand les cellules annexes sont au nombre de 2 et parallèles à l'ostiole, quand elles sont au nombre

de 3 ou même de 4, mais que leurs cloisons restent accombantes aux cellules stomatiques, leur déformation, liée aux divers degrés de turgescence, suffit pour provoquer l'ouverture ou l'occlusion du stomate. Cette fonction des cellules annexes devient très avantageuse chez les espèces xérophiles, où l'épaississement des parois des cellules de bordure limite la participation de ces dernières au jeu du stomate. *La disposition de l'appareil stomatique apparaît,* dès lors, *comme un facteur essentiel de l'adaptation au milieu physique.* Dans la famille des Papilionacées où il est en pleine évolution, ce caractère, dont on a fait le type des « *caractères phylétiques* » d'après sa fixité dans d'autres groupes, se présente donc avec les allures d'un « *caractère épharmonique* » : ce qui prouve bien que *ces ordres de caractères ne diffèrent pas entre eux par essence, mais seulement par leur degré de palingénie dans le phylum où on les observe.*

Le type rubiacé, mieux adapté que tout autre à la lutte contre l'excès de transpiration, représente un degré supérieur de l'évolution de l'appareil. Il a été atteint par des plantes rattachées aux tribus les plus diverses, telles que les Trifoliées (*Ononis*), les Galégées (*Indigofera, Psoralea*), les Hédysarées, les Phaséolées. En réalité il n'est fréquent que dans ces deux dernières tribus ; les *Ononis,* les *Indigofera,* les *Psoralea* sont des genres trop aberrants dans leurs tribus respectives, pour que l'on ait à introduire leur forme exceptionnelle d'appareil stomatique dans la diagnose des Trifoliées ou des Galégées. Quant aux *Anthyllis,* aux Lotées, aux Coronillées, ils ne présentent pas d'appareil rubiacé ; les conditions physiologiques de cet appareil y sont réalisées assez souvent par le type crucifère-accombant. On peut donc caractériser le phylum des *Anthyllis* par la disposition crucifère ou indéfinie de l'appareil stomatique. Cette formule est loin d'avoir la rigueur qu'on pouvait attendre d'après les affirmations dont l'importance familiale de ce caractère avait été l'objet.

D. — Les Papilionacées offrent une grande uniformité dans le nombre des faisceaux primordiaux. La feuille se raccorde avec la tige par trois faisceaux dans toute la famille. L'exception offerte par les *Phaseolus* s'explique par une gamophyllie récente. La présence de trois faisceaux est liée à l'*association de trois phyl-*

lomes dont les latéraux sont représentés, à l'état de vestiges, par les stipules. L'absence d'une stipule primaire chez le *Lotononis anthylloides,* des deux stipules chez le *Sarothamnus scoparius,* s'accompagne de la réduction du nombre des faisceaux à deux ou à un. Mais des stipules préexistantes, supprimées comme appendices vascularisés, laissent subsister les trois faisceaux ; et, quand une *stipule secondaire* se montre d'un seul côté chez les *Lotus tetraphyllus, L. anthylloides, Dorycnopsis,* le faisceau latéral persiste aussi du côté opposé. Déterminé par l'existence des stipules, le nombre des faisceaux survit donc aux stipules elles-mêmes, quand celles-ci ont atteint le stade hyperpalingénique comme chez la plupart des Lotées.

La comparaison du *Lotononis anthylloides* avec le *Lotus anthylloides* a montré une différence capitale entre la stipule primaire et la stipule secondaire. Les connexions entre l'anastomose supra-vaginale et la nervation stipulaire révèlent une autre distinction d'une application particulièrement avantageuse chez les plantes, comme les *Tetragonolobus,* chez qui l'organisation des stipules s'est intégrée au plus haut point dans les préfolioles.

La nervation des Papilionacées contredit les définitions des stipules basées sur la course des faisceaux. Leur système vasculaire n'est pas exclusivement formé de dérivations empruntées aux faisceaux foliaires avant que ceux-ci soient sortis de l'écorce ; car tout ou partie des faisceaux stipulaires se détache le long de la gaîne dans les stipules pétiolaires, ou bien (*Lathyrus Aphaca*) les faisceaux latéraux sont entièrement absorbés par les stipules sans envoyer aucune branche dans le reste de la feuille, ou même (stipules aphylles d'*Ononis fruticosa*) on devrait dire, pour employer la terminologie consacrée par les définitions courantes, que *les faisceaux de la feuille sont des dépendances des faisceaux des stipules.* Les connexions, le rôle, la nervation des stipules sont variables, même dans une seule famille comme les Papilionacées. Aucun de ces points de vue n'en fournit une définition rationnelle et applicable à tous les cas. La seule manière d'expliquer toutes les variations et de ne réunir, sous le nom de stipules, que des formations homologues, consiste à tenir compte de leur genèse constante et à voir dans les stipules les vestiges des phyl-

lomes primitifs, dont l'association a donné naissance à la feuille des Papilionacées. Il faut surtout distinguer de ces organes ataviques les folioles modifiées, dont l'évolution est si claire chez les Lotées et que j'ai appelées stipules secondaires.

Les détails de la nervation stipulaire ont une certaine constance dans les tribus ou du moins dans des séries naturelles ; mais, tout compte fait, ils ne nous ont rien appris que la morphologie externe ne nous ait fait prévoir.

Les autres caractères des faisceaux sont aussi accessoires. Ils se maintiennent dans des rameaux d'étendue très variable. Le détail des observations n'est pas susceptible d'être résumé ; je m'en réfère à ce qui a été indiqué dans le texte.

E. — Les caractères du parenchyme sont peu tranchés et très variables parmi les Papilionacées alliées aux *Anthyllis*.

F. — L'accumulation de la *lignine* présente, avec l'accumulation de l'*oxalate de chaux, des relations dont il faudra tenir compte* désormais, dans les travaux consacrés à l'anatomie comparée du stéréome. Chez diverses Coronillées et Trifoliées, l'élection de la lignine pour les oxalifères est plus forte que pour tout autre élément extraligneux : en sorte que les sacs des cristaux fixent ce produit de préférence aux fibres du péricycle.

La sclérose du péricycle semble, à première vue, variable dans des séries homogènes ; mais ce caractère chimique, influencé, quoi qu'on en ait dit, par la lignosité de la plante et par la complication de la feuille, est subordonné à l'existence même des éléments prédisposés à fixer la lignine. La genèse du stéréome lignifié aux dépens du collenchyme est très évidente chez les Papilionacées ; elle éclaire les exceptions fréquentes au sein de groupes naturels, en permettant de les ramener à des arrêts de développement. C'est un caractère général de la famille de produire, au moins sur le dos des gros faisceaux, dans la portion de la gaîne correspondant au péricycle, des massifs collenchymateux prédisposés à fixer la lignine en progression centripète. L'organisation des fibres respecte assez souvent les cellules oxalifères, surtout dans l'assise superficielle. Quand le massif extralibérien est très épais, elle devient irrégulière dans la région profonde :

en sorte que de rares fibres restent isolées ou groupées en petits îlots parmi les éléments à paroi mince ou faiblement collenchymateux.

La progression basipète de la sclérose dans le limbe oppose les Trifoliées au phylum des *Anthyllis*.

Laissant de côté les cellules lignifiées, nous avons trouvé, dans les autres éléments différenciés où s'accumulent des produits accessoires, tels que l'oxalate de chaux, les tanins, les sécrétions diverses, des caractères assez fixes pour définir des tribus, et plus encore, des indications essentielles pour grouper les espèces et les genres, et pour déterminer la filiation de ces groupes.

Les glandes épidermiques unicellulaires se montrent, çà et là, sans se maintenir longtemps, soit dans des groupes richement dotés d'organes de sécrétion, soit dans des tribus où elles représentent le premier rudiment de l'appareil accumulateur.

Si nous en faisons abstraction, nous voyons l'appareil accumulateur, absent chez les Génistées, représenté seulement par les émergences nodales chez les Astragalées.

Les oxalifères se maintiennent dans les autres séries, mais avec une localisation variable. Le système libérien fait défaut aux Trifoliées, varie chez les Lotées et les Hédysarées, se fixe dans des séries assez étendues comme le genre *Anthyllis,* sauf la section *Cornicina*. Le système endodermique, très répandu partout, est le plus développé chez les Trifoliées. Les nappes exodermiques se conservent dans certaines lignées. L'existence d'oxalifères dans l'épiderme calicinal, inconstante parmi les Eucoronillées, devient un caractère palingénique des Lotées et des Ornithopées.

La lignification du sac cristallifère, très variable chez les Lotées, tend à s'intégrer dans la tribu des Trifoliées.

Les cristaux ont la forme d'un prisme rhomboïdal oblique, simple ou hémitrope. Les cristaux simples sont bien plus répandus chez les Trifoliées que chez les Lotées et deviennent rares dans toutes les espèces qui tiennent de près aux *Anthyllis*. La forme habituelle des cristaux établit une distinction entre les Anthyllidées et les Eulotées, puisque j'ai pu distinguer trois types : le type Vulnéraire, par ses caractères moyens, étant le précurseur des types Lotier et Trèfle. A d'autres périodes phylogéniques, la

forme est moins fixée : chez les Psoraléées, elle varie d'une région à l'autre de la feuille.

Beaucoup d'espèces munies d'oxalifères sont privées d'idioblastes à tanin, tandis que le *Parochetus* seul m'a montré un type évolué de tanifères sans posséder de cristaux. Outre les Génistées et les Astragalées, les Trifoliées et les Viciées sont privées d'appareil tanifère différencié. Chez les Lotées inférieures, l'appareil, réduit aux tanifères fondamentaux, est inconstant, tandis que, dans les séries munies de tanifères desmiques, le caractère atteint rapidement le stade palingénique.

III.

Chaque caractère tiré de l'organisation de la feuille *a une dignité variable* suivant le niveau considéré de ce groupe soumis à une active évolution, qui constitue le phylum des *Anthyllis*. Faut-il pour cela considérer la structure foliaire comme moins digne d'attention que la morphologie florale ? Assurément non ; car les propriétés de la fleur ne sont pas plus invariables. Pour n'en citer qu'un exemple : la *monadelphie*, l'*articulation du légume*, bases essentielles de la classification des Papilionacées, *ont acquis*, à ce stade critique de la phylogénie, *une inconstance qui les place au-dessous du mode d'épaississement du flagellum ou de l'existence des poils glanduleux*, bien qu'elles se soient intégrées d'une façon si parfaite chez les vraies Hédysarées ou chez les Génistées.

L'appréciation des caractères de la feuille n'aurait sans doute pas permis, à elle seule, de grouper d'une façon parfaite les Papilionacées, mais elle *a suffi pour introduire des rectifications dans les divisions admises et pour révéler des connexions imprévues*.

N'en est-ce pas assez pour justifier cette conclusion : que la classification naturelle ne peut négliger aucune donnée morphologique ? *Aucun caractère* en effet *n'est, de sa nature, dominateur ou subordonné. La dignité de chaque propriété est soumise,* comme les variations des espèces qu'elle sert à définir, *aux lois*

de l'évolution. Le moindre détail de structure peut devenir caractéristique d'une catégorie étendue, pourvu qu'il ait atteint un degré suffisant de palingénie dans le groupe considéré. Mais *cette valeur ne peut être établie a priori ;* elle doit toujours être fondée, pour chaque cas particulier, sur une étude attentive de morphologie comparée.

VU ET APPROUVÉ,
Paris, le 28 décembre 1891.
Le Doyen de la Faculté des sciences,
G. DARBOUX.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER,
Paris, le 29 décembre 1891.
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche I.

1. *Æschynomene viscosa.* — Stipule. Les saillies glandulaires donnent aux marges une apparence dentelée (9) [1].
2. *Adesmia balsamica.* — Foliole. La marge, déprimée sous les glandes, prend une apparence dentelée (9).

3-6. *Lotus uliginosus.* — Foliole. La collerette des poils flagellifères donne aux marges une apparence dentelée. En 6, les tanifères sont indiqués par des hachures. 3, 4, 6 (80) ; 5 (9).

7-9. Émergences tanifères. — 7. *Physanthyllis tetraphylla* (140) ; 8. *Lotus hispidus* (80) ; 9. *Lotus canescens* (140).

10-11. *Anthyllis Hermanniæ.* — Dégénérescence tanique de la pointe des stipules (*s*) et des folioles (9).

12. *Ornithopus ebracteatus.* — Dégénérescence tanique de la marge d'une stipule (40).

13-15. *Colutea cruenta.* — Émergences glandulaires des stipules et des nœuds foliolaires : 13-14. De profil (80) ; 15. En coupe transversale (280).

16. *Caragana arborescens.* — Émergence rameuse du nœud foliaire (28).

17. *Myriadenus tetraphyllus.* — Émergence nodale (225).

Planche II.

18-25. *Glycyrrhiza echinata.* — Émergences et poils glanduleux de la base des stipules : 18-19. Émergences glandulaires pédicellées ; 20-21. Émergences glandulaires à pédicelle réduit et à cuticule (c) soulevée ; 22. Glande rudimentaire ; 23. Poil glanduleux vu par la face d'insertion ; 24-25. Poils glanduleux vus par la face libre (160).

26-27. *Glycyrrhiza echinata.* — Poils glanduleux, jeune et développé, en coupe radiale. Cuticule (c) soulevée dans le dernier (380).

28. *Astragalus Juvenalis.* — Stipule montrant la localisation des émergences glanduleuses (*gl*) sous les poils marginaux (9).

29-30. *Adesmia Loudonia.* — Glandes (380).

31-32. *Adesmia balsamica.* — Glandes, de profil et en coupe optique (140).

33. *Adesmia muricata.* — Jeune glande, en coupe optique (140).

34. *Sœmmeringia.* — Glande, en coupe optique (140).

1. Les nombres écrits entre parenthèses indiquent l'échelle du grossissement.

35-38. *Smithia sensitiva.* — Émergences plus ou moins glanduleuses à la base et au sommet ramifié (140).
39-40. *Desmodium Canadense.* — Poils spéciaux (80).
41. *Parochetus communis.* — Émergence glanduleuse (80).
42-44. *Lotopsora villosa.* — Poils glanduleux spéciaux (380).

Planche III.

45. *Trifolium agrarium.* — Poils localisés à contenu taniforme (80).
46. *Bonaveria Securidaca.* — Poil dont le manche a une surface granuleuse (225).
47. *Trifolium subterraneum.* — Poils glanduleux allongés (225).
48. *Phaseolus vulgaris.* — Poils glanduleux ovoïdes (160).
49. *Psoralea bituminosa.* — Poil glanduleux à pied renflé (380).
50. *Cicer arietinum.* — Poil glanduleux à long manche (80).
51. *Ononis Natrix.* — Poil glanduleux à long manche (80).
52. Même espèce. — Poil articulé (80).
53. *Anthyllis Chilensis.* — Poil à manche allongé et bicellulaire (185).
54. *Desmodium Canadense.* — Cloisonnement transversal du manche, du pied d'un poil et des cellules épidermiques voisines (380).
55. *Sutherlandia frutescens.* — Poil émergeant d'une fossette (380).
56. *Alagi camelorum.* — Poils crochus (225).
57-58. *Desmodium Canadense.* — Poil crochu et poil à extrémité mousse (80).
59. *Lotopsora villosa.* — Poil faiblement crochu (380).
60-66. *Colutea arborescens.* — Diverses formes de poils flagellifères (80).
67. *Indigofera Dosua.* — Poil à flagellum en navette (380).
68-71. *Aspalathus armata.* — Passages de la navette au flagellum continuant la direction du manche (80).
72-73. *Caragana arborescens.* — Poils anormaux de la gaîne (160).
74. *Halimodendron argenteum.* — Polymorphisme des poils (250).
75-76. *Robinia hispida.* — Massifs épidermiques : 75, du rachis (80) ; 76, du renflement moteur (225).

Planche IV.

77-83. *Glycyrrhiza echinata.* — Développement des poils flagellifères. — 77-79 et 83 (250); 80-82 (540).
84. *Glycyrrhiza glabra.* — Pied du poil muni d'une cloison oblique (540).
85. *Myriadenus tetraphyllus.* — Poil du calice à flagellum cloisonné (450).
86. *Trifolium agrarium.* — Poil de la marge des stipules. Limites incertaines entre le pied, le manche et le flagellum (540).
87-88. *Hosackia crassifolia.* — Flagellum cloisonné, vu de face et de profil (225).
89-90. *Lotus Lancerottensis.* — Flagellum muni d'un épaississement en gouttière, vu de profil et de face (80).
91. *Lotus leucanthus.* — Flagellum à épaississement ventral (80).
92. *Lotus Creticus.* — Cul-de-sac basilaire du flagellum (225).
93. *Lotus suaveolens.* — Cul-de-sac prolongé en un flagellum accessoire (160).

94. *Ornithopus ebracteatus*. — Excroissance latérale du flagellum (225).
95. *Hallia alata*. — Couche d'épaississement du flagellum dissociée en fibrilles (125).
96. *Ebenus laguroides*. — Flagellum hérissé de diverticules (225).
97. *Lotus Wrangelianus*. — Anneau pectique basilaire (80).
98-99. *Genista sagittalis*. — Sculpture de la facette d'insertion du flagellum, vue de face et en coupe optique (225).
100-102. *Erinacea pungens*. — Sculpture de la facette d'insertion de la navette, vue de trois quarts, de face et en coupe optique dans un poil de forme anormale (160).

Planche V.

103-104. *Anthyllis Vulneraria*. — Formation du périderme dans l'exoderme ventral de la gaine foliaire (80).
105-108. *Anthyllis Vulneraria*. — Faisceaux de complication diverse : 105, du limbe (225) ; 106, latéral de la gaine (140); 107, médian de la gaine (80) ; 108, médian de la base de la gaine (140). *b*, bois; *l*, liber.
109. *Anthyllis maritima*. — Endoderme plissé du rachis (225).
110-111. *Anthyllis Henoniana*. — Stéréome et tanifères (*t*) du rachis. 110 (40); 111 (80).
112. *Anthyllis sericea*. — Faisceau médian du rachis. Oxalifères du péricycle (*o*). Tanifères de l'endoderme (*t*) [225].
113. *Tetragonolobus siliquosus*. — Faisceau médian du rachis. Tanifères (*t*) en partie péricycliques (160).
114-115. *Bonaveria Securidaca*. — Différenciation d'une moelle dans le rachis, débutant à la base, réalisée vers le milieu. *t*, tanifères (28).

Planche VI.

116-118. *Colutea arborescens*. — Stomate à 4 cellules et à ostiole losangique; à 3 cellules et à ostiole en boutonnière. *g*, glande épidermique (250).
119. *Petalostemon candidum*. — Stomate profond, du type crucifère (380).
120. *Coronilla varia*. — Épiderme dorsal du limbe (140).
121. *Psoralea plicata*. — Stomates du type rubiacé (160).
122. *Smithia sensitiva*. — Stomates rubiacés de l'épiderme dorsal du limbe (140).
123. *Coronilla coronata*. — Stomates du type crucifère accombant sur l'épiderme dorsal du limbe (80).
124. *Lathyrus cirrhosus*. — Stomates du type rubiacé pseudo-crucifère sur le limbe jeune (225).
125-128 *Hymenocarpus nummularius*. — Épiderme traité par la potasse. Mouvement d'écluse des cellules stomatiques, surtout marqué du côté où les cloisons annexes sont accombantes (225).
129. *Lotus tenuis*. — Épiderme ventral du limbe. Stomate du type crucifère. La coupe passe par une cloison annexe incombante (700).
130. *Tetragonolobus siliquosus*. — Épiderme ventral du limbe. Stomate moyennement enfoncé (700).

131. *Psoralea bituminosa.* — Épiderme ventral du limbe. Stomate superficiel du type rubiacé (700).

132. *Indigofera Dosua.* — Demi-schéma du mouvement d'écluse du stomate. La position d'occlusion est indiquée en traits pleins; la position d'ouverture en pointillé (1400).

Planche VII.

133. *Lablab vulgaris.* — Différenciation d'une moelle dans le rachis (140).

134. *Arachis hypogæa.* — Palissades profondes conductrices dans le limbe (160).

135. *Anthyllis Barba-Jovis.* — Palissades profondes dans la marge du limbe. Tanifères (*t*) [140].

136. *Bonjeanea recta.* — Stipule secondaire (225).

137. *Bonjeanea recta.* — Limbe. Tanifères (*t*). Bois (*b*). Liber (*l*) [140].

138. *Anthyllis genistæ.* — Terminaison d'une nervure dans la marge du limbe. Cellules collectrices (*c c*). Tanifères (*t*) [140].

139. *Alagi camelorum.* — Nervure médiane du limbe. Structure bifaciale. Oxalifères (*o*). Bois (*b*). Liber (*l*) [225].

Planche VIII.

140-142. *Stylosanthes cerriifolia.* — Face ventrale, face dorsale, portion dorso-marginale du limbe. Épiderme oxalifère. Exoderme aquifère (225).

143. *Lotopsora villosa.* — Nervure du limbe. Bois (*b*). Parenchyme ligneux mou à la pointe du bois (*p*). Liber (*l*) [160].

144. *Psoralea plicata.* — Oxalifère du parenchyme du limbe (540).

145. *Tetragonolobus siliquosus.* — Oxalifères de la moelle de tige (225).

146. *Anthyllis Vulneraria.* — Exoderme oxalifère de la gaîne (225).

147. *Anthyllis Barba-Jovis.* — Sac à cristal muni d'attaches multiples, du tissu fondamental du rachis (225).

148. *Anthyllis Vulneraria.* — Sac à cristal à attaches multiples, du tissu fondamental de la gaîne (225).

149. Même espèce et même région. — Oxalifère et cellule à deux noyaux (225).

150. *Lablab vulgaris.* — Cellule recloisonnée de la moelle de tige, avec sac à cristal non lignifié (225).

151-154. *Coronilla coronata.* — Oxalifères de l'exoderme dorsal : 151-152, de la gaîne; 153-154, du rachis. Sac lignifié adhérant à la face profonde (225).

155. *Trifolium Lupinaster.* — Oxalifères de l'exoderme ventral de la gaîne. Sac lignifié adhérant à la face superficielle (225).

156-158. *Trifolium elegans.* — Oxalifères endodermiques avec sac lignifié de la nervure médiane du rachis. En coupes transversale, tangentielle, radiale (450).

159-160. *Trifolium Lupinaster.* — Cellule recloisonnée à cristaux, dans la moelle de la tige (225).

161-162. *Trifolium rubens.* — Moelle et endoderme du rachis. Oxalifères (225).

163. *Anthyllis cytisoides.* — Mâcle compliquée dans la moelle de tige. Tanifère (*t*) [225].

Planche IX.

164. *Trifolium pratense*. — Nervure médiane du rachis avec oxalifères endodermiques ventraux et dorsaux (*o*) [140].
165. *Lotus edulis*. — Oxalifères recloisonnés de l'épiderme ventral du calice (250).
166. *Stylosanthes cerriifolia*. — Épiderme ventral entièrement oxalifère, en dehors des appareils stomatiques. Les cristaux ne sont pas figurés (160).
167. Même espèce. — Épiderme dorsal du limbe (225).
168. *Trifolium pratense*. — Exoderme ventral de la base d'une stipule (140).
169. *Arachis hypogæa*. — Épiderme ventral du limbe, avec oxalifères (*o*) le long des nervures (160).
170. Même espèce. — Oxalifères épidermiques vus par la face libre (700).
171. *Desmodium Canadense*. — Cristal hémitrope dans l'écorce du rachis (700).
172. *Arachis hypogæa*. — Cristal du type Trèfle dans les travées des nervures du limbe (700).
173. *Tetragonolobus siliquosus*. — Divers aspects des mâcles de l'épiderme du calice (380).
174. *Anthyllis Cornicina*. — Cristaux du limbe. Type Vulnéraire (700).
175. *Anthyllis Vulneraria*. — Cristal du calice traité par la potasse bouillante (380).
176. *Lotus edulis*. — Cristal du calice. Type Lotier (700).

Planche X.

177. *Bonjeanea recta*. — Tanifère de l'exoderme dorsal du limbe avec corps chlorophylliens (700).
178. *Ornithopus ebracteatus*. — Tanifères profonds du limbe (*t*). Sous l'épiderme supérieur, on voit une grande cellule dont le contenu est faiblement tanique (225).
179. *Psoralea lathyrifolia*. — Tanifères profonds (*t*), mélangés de cellules aquifères. Oxalifères (*o*) [80].
180. *Anthyllis Chilensis*. — Tanifères profonds du limbe (*t*), reliés par des ponts avec les deux exodermes tanifères (40).
181. *Ebenus laguroides*. — Tanifères exodermiques du limbe (*t*). Le parenchyme est riche en tanin du côté dorsal seulement (80).
182. *Coronilla varia*. — Réseau tanifère de l'exoderme dorsal du limbe (160).
183. *Anthyllis genistæ*. — Tanifères exodermiques (*t*) reliés aux faisceaux par des ponts. Bois (*b*). Liber (*l*) [140].
184. *Tetragonolobus siliquosus*. — Tanifères péridesmiques (*t*) de la nervure médiane du limbe. Bois (*b*). Liber (*l*) [160].
185. *Lotus Jacobæus*. — Tanifères du rachis avec apparences d'anastomoses (225).
186. *Lotus corniculatus*. — Péricycle d'un faisceau foliaire avant sa sortie de la tige. Jeune tanifère (*t*) à noyau volumineux (225).

Planche XI.

187-190. *Tetragonolobus siliquosus.* — Bois secondaire au contact d'un tanifère (*t*), dans la moelle de tige (140).

191-192. *Dalea alopecuroides.* — Glande exodermique du limbe (380).

193. *Zornia thymifolia.* — Glande épidermique massive, vue par la face externe et glandes épidermiques unicellulaires (*g*) [225].

194. *Amorpha fruticosa.* — Glande épidermique du limbe (380).

195-197. *Amorpha glabra.* — Développement des glandes épidermiques du limbe (380).

198. *Hallia alata.* — Glande psoralienne du limbe (450).

199-200. *Psoralea bituminosa.* — Deux stades du développement des glandes épidermiques du limbe (380).

Planche XII.

201-202. *Genista Sibirica.* — Glande épidermique unicellulaire du limbe : de face (160), et de profil (280).

203. *Genista sagittalis.* — Glande unicellulaire du limbe (280).

204-206. *Pseudosophora alopecuroides.* — Glandes épidermiques unicellulaires du limbe : 204, vues par la face externe (160) ; 205, crible plus fortement grossi (1700) ; 206, coupe radiale (450).

207-209. *Arachis hypogæa.* — Glandes épidermiques unicellulaires du limbe (450).

210-213. *Æschynomene viscosa.* — Glandes épidermiques unicellulaires du limbe (280).

214. *Spartium junceum.* — Péricycle scléreux d'un faisceau foliaire dans la tige (280).

215. *Anthyllis Barba-Jovis.* — Péricycle du rachis (280).

216. *Anthyllis Vulneraria.* — Péricycle de la gaîne (280).

217. *Anthyllis hamosa.* — Péricycle du rachis (280).

218. *Anthyllis maritima.* — Péridesme ventral (280).

Planche XIII.

219. *Medicago sativa.* — Plantule avec deux feuilles primordiales unifoliolées, concrescentes par leurs bases (9).

220-221. *Biserrula Pelecinus.* — Première feuille à 3 folioles et deuxième feuille à 8 folioles. Émergences glanduleuses (*gl*) [9].

222. *Dorycnopsis onobrychoides.* — Stipule secondaire (s^2) unilatérale (28).

223. *Lotus tetraphyllus.* — Stipule secondaire (s^2) unilatérale. Émergence tanifère (*e*) [9].

224. *Lotononis anthylloides.* — Stipule primaire (*s*) unilatérale. Faisceaux principaux réduits à deux (9).

225. *Lotus anthylloides.* — Stipule secondaire (s^2) unilatérale (9).

226. *Medicago maculata.* — Stipule (9).

227. *Trifolium subterraneum.* — Feuille primordiale unifoliolée (9).

228. *Trigonella cœrulea* — Feuille primordiale unifoliolée (9).

Planche XIV.

229. *Trifolium repens.* — Feuille primordiale (9).
230. *Lathyrus Aphaca.* — Feuille ordinaire (9).
231-232. Même espèce. — Feuille primordiale et une des suivantes (9).
233-234. *Ononis fruticosa.* — Bractée et feuille ordinaire (9).
235. *Ononis Natrix.* — Feuille à 4 folioles (2).
236. *Coronilla varia.* — Stipules monodesmiques (9).
237. *Scorpiurus vermiculata.* — Base de la feuille et stipules terminées par une émergence tanifère (*e*) [9].
238. *Astragalus tumidus.* — Languette antipode du rachis (9).

Planche XV.

239-249. *Anthyllis Vulneraria.* — 239-240, feuille I; 241-242, feuille II; 243, feuille III; 244, feuille radicale; 245-249, feuilles de plus en plus élevées. Émergence tanifère (*e*). [Les figures 239 et 241 sont de grandeur naturelle; les autres sont grossies 9 fois.]

Planche XVI.

250. *Sutherlandia frutescens.* — Traces foliolaires dans le rachis (9).
251. *Tetragonolobus purpureus.* — Feuille primordiale. Émergence tanifère (*e*) [9].
252. *Tetragonolobus siliquosus.* — Feuille moyenne. Émergence tanifère (*e*) [9].
253. *Trifolium Lupinaster.* — Faisceaux vaginaux (9).
254. Même espèce. — Nervation de la ligule d'une feuille élevée, à 4 folioles (9).
255. *Trifolium pratense.* — Faisceaux vaginaux (4).
256. *Medicago sativa.* — Faisceaux vaginaux (9).

Planche XVII.

257. *Trifolium repens.* — Rudiment de languette antipode du rachis dans une feuille caulinaire élevée (9).
258. *Trifolium elegans.* — Stipules d'une feuille élevée (9).
259. *Lotus corniculatus.* — Nervation des pétioles. Émergence tanifère (*e*) [9].
260. *Tetragonolobus siliquosus.* — Naissance des folioles (40).
261. *Trifolium agrarium.* — Feuilles à 4 folioles (9).
262. *Ononis altissima.* — Feuille unifoliolée (9).
263. *Vicia lathyroides.* — Stipules (9).
264. *Trifolium medium.* — Exemplaire à sept folioles (9).

TABLE DES MATIÈRES

CONCLUSION.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

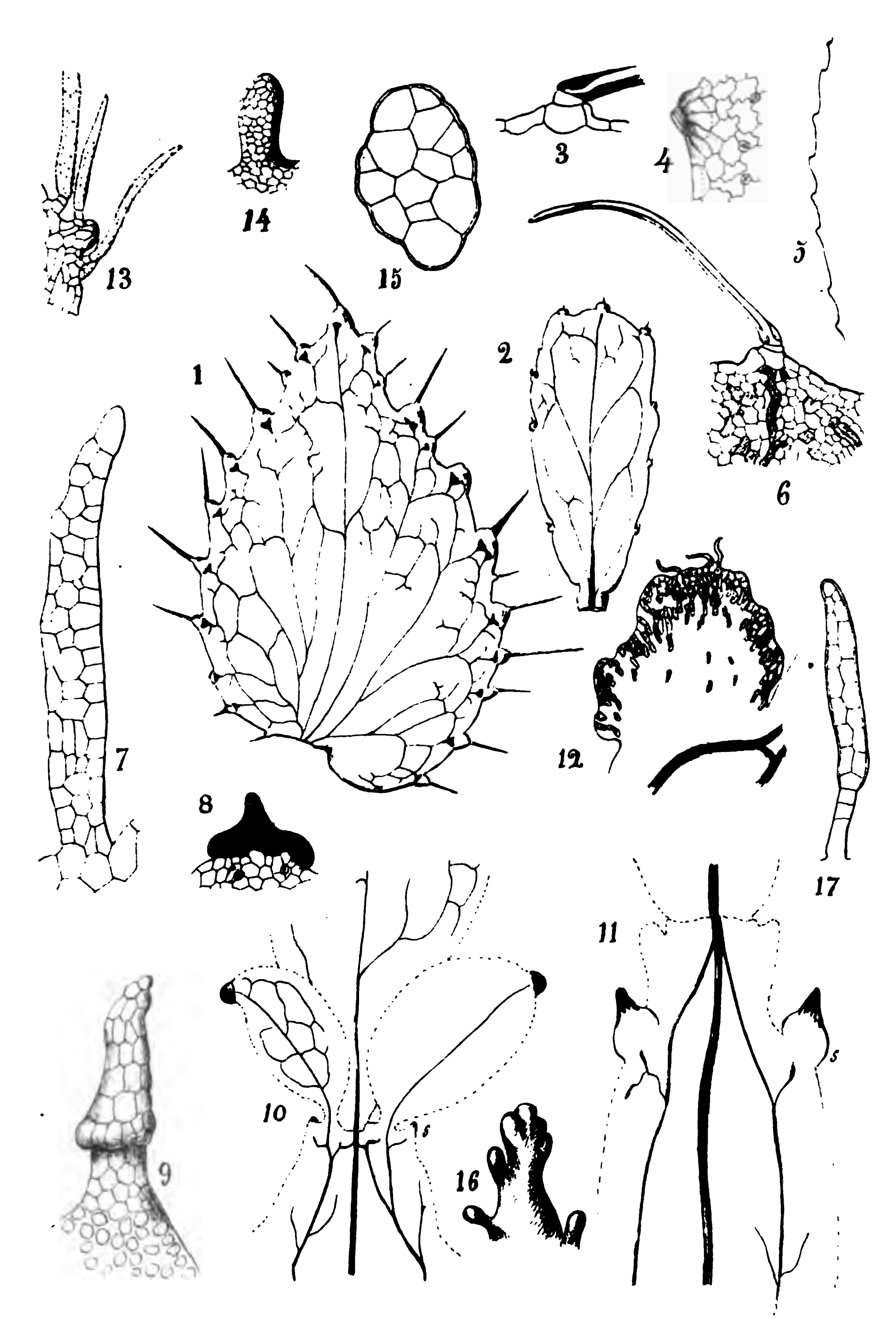
Zoologie. — Les animaux producteurs de galles.

Géologie. — Trias vosgien.

VU ET APPROUVÉ :
Paris, le 28 décembre 1891.
Le Doyen de la Faculté des sciences,
G. DARBOUX.

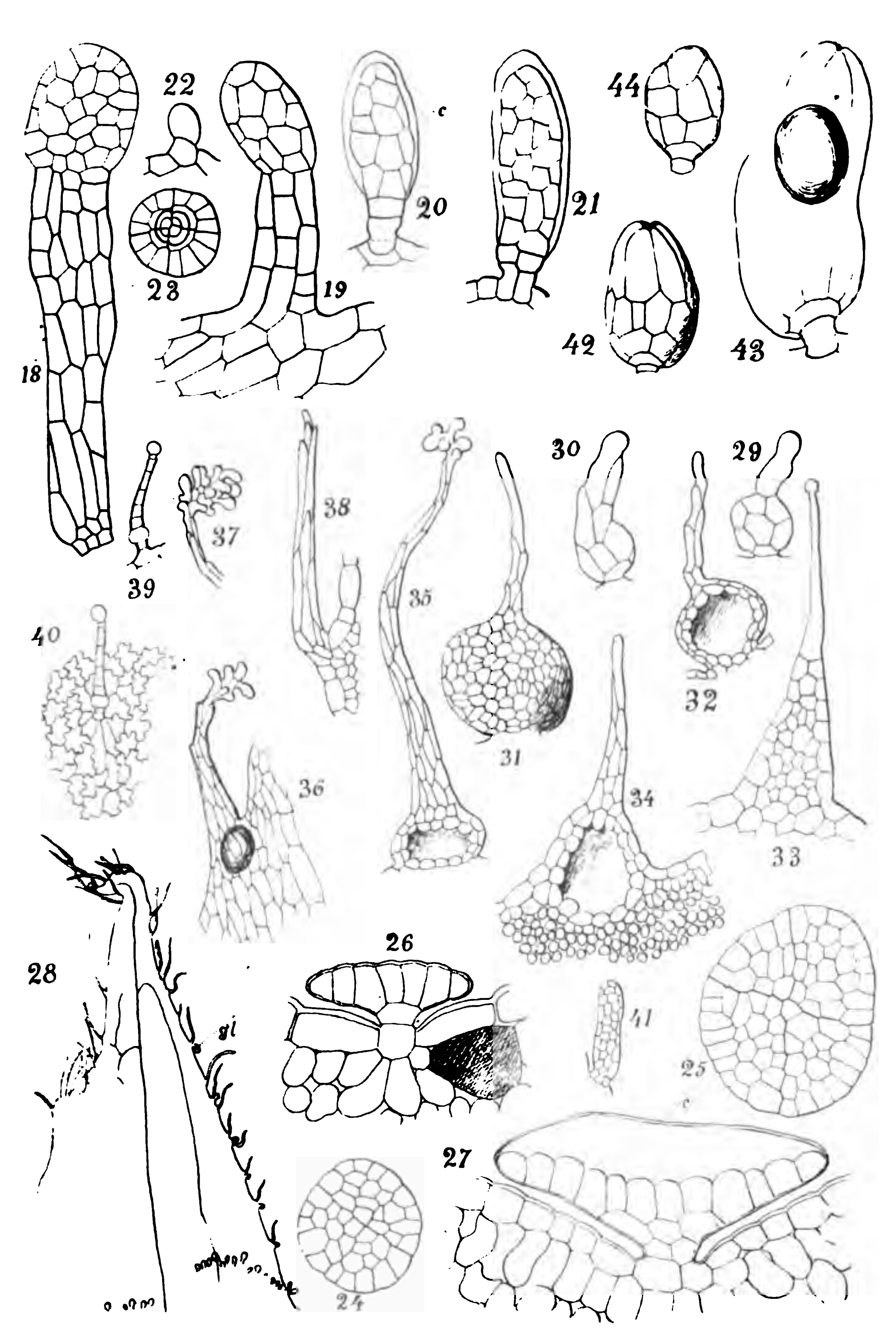
VU ET PERMIS D'IMPRIMER :
Paris, le 29 décembre 1891.
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.

Nancy, imprimerie Berger-Levrault et Cie.



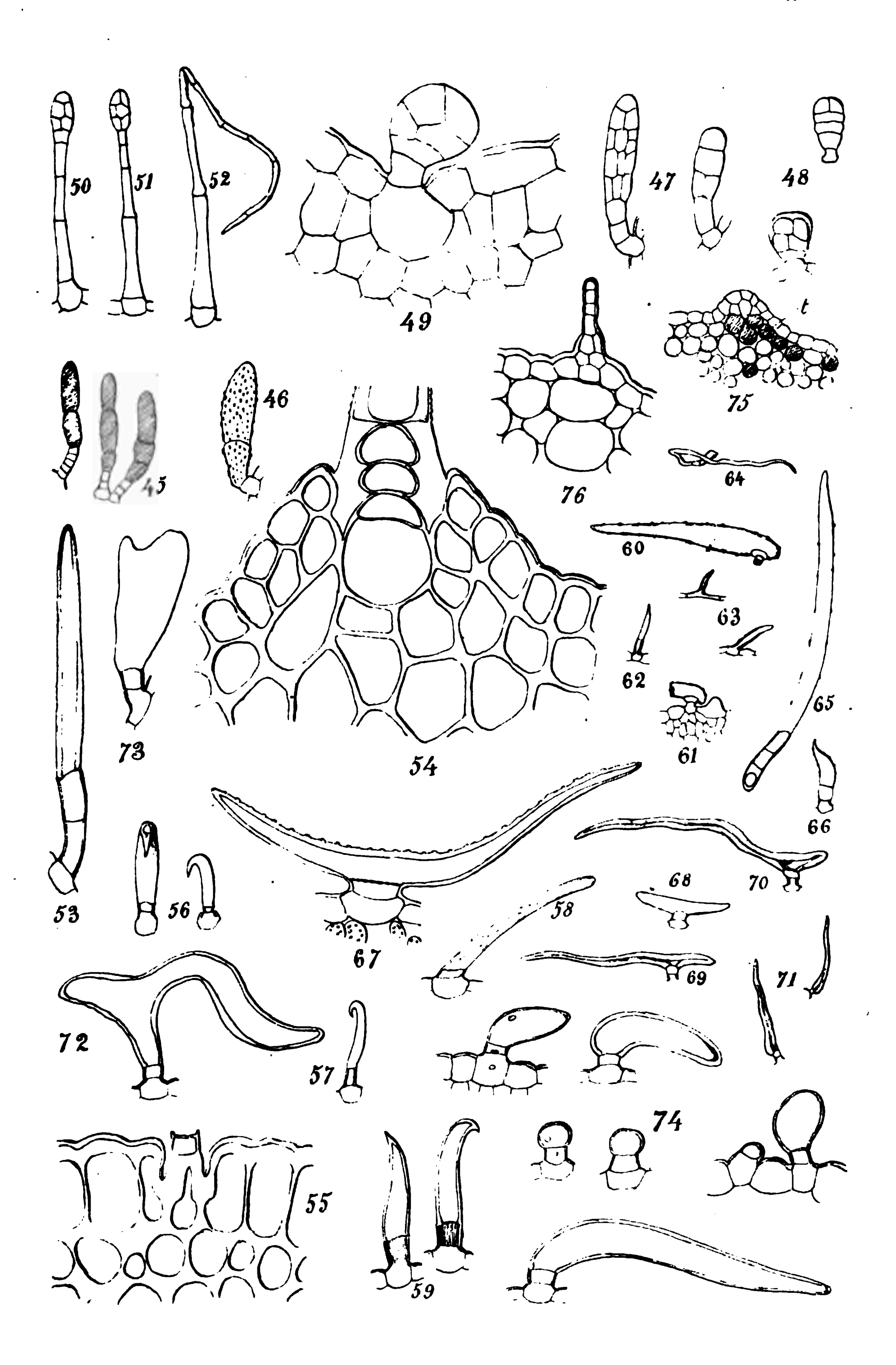
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



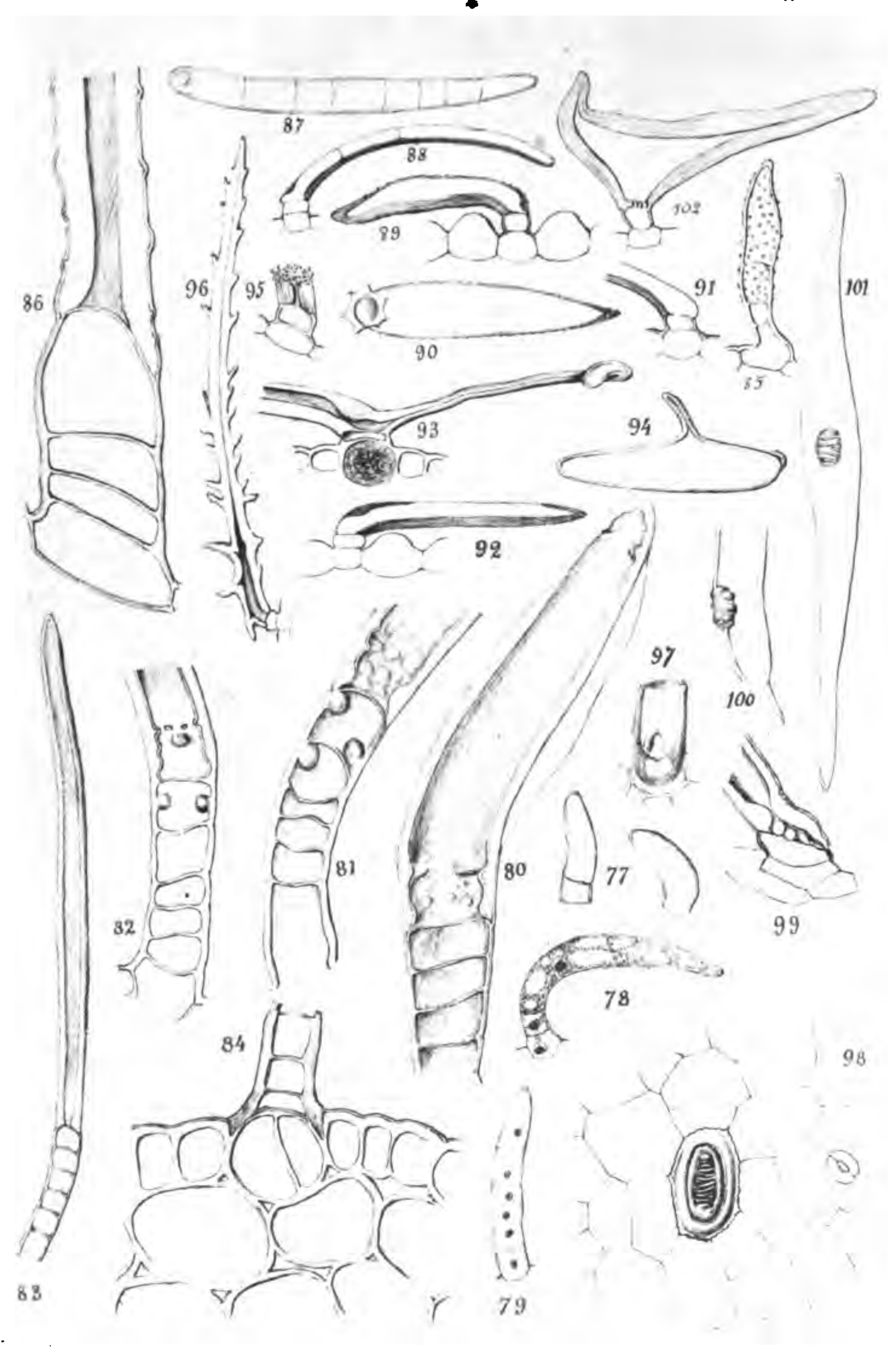
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



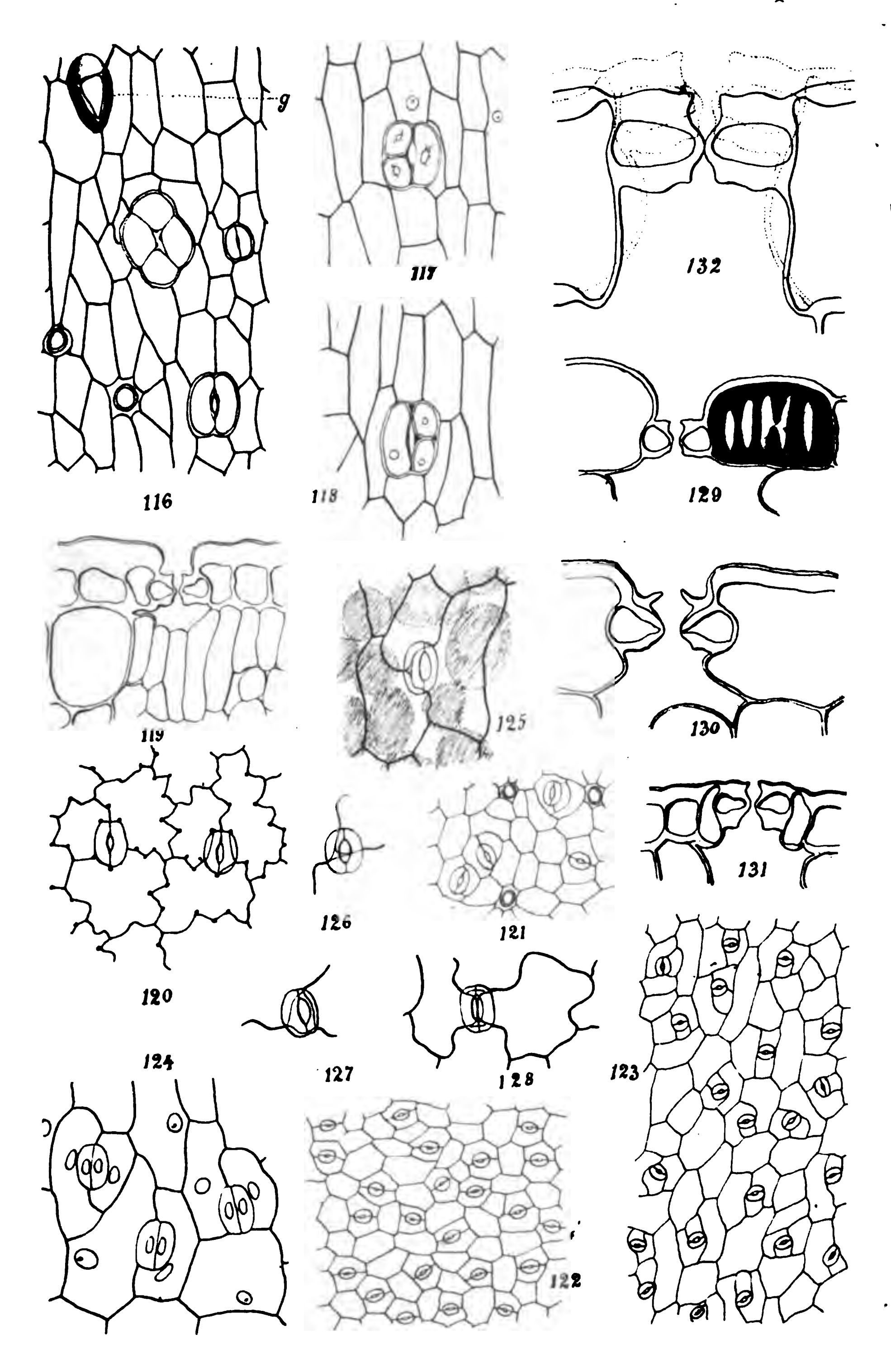
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



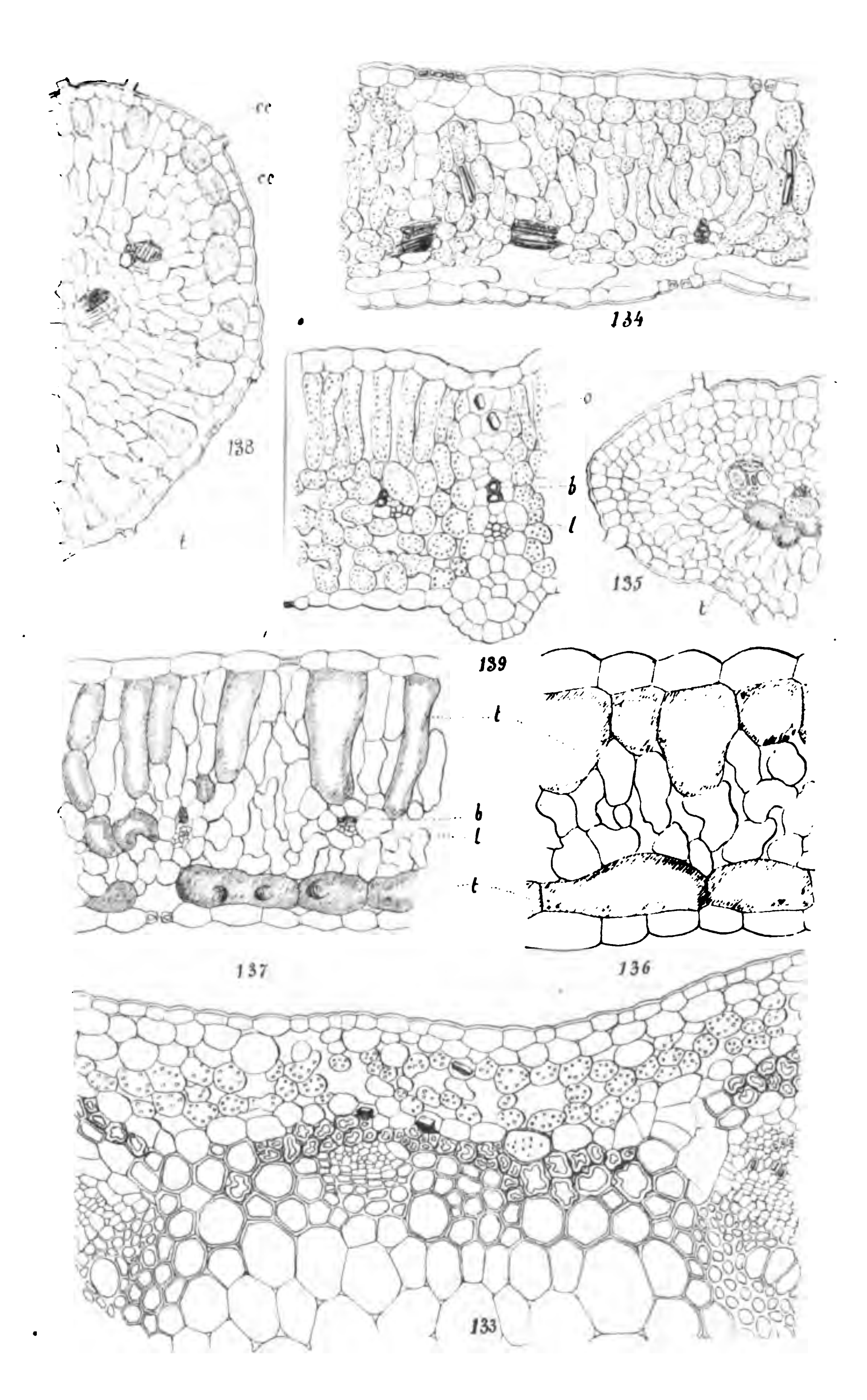
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



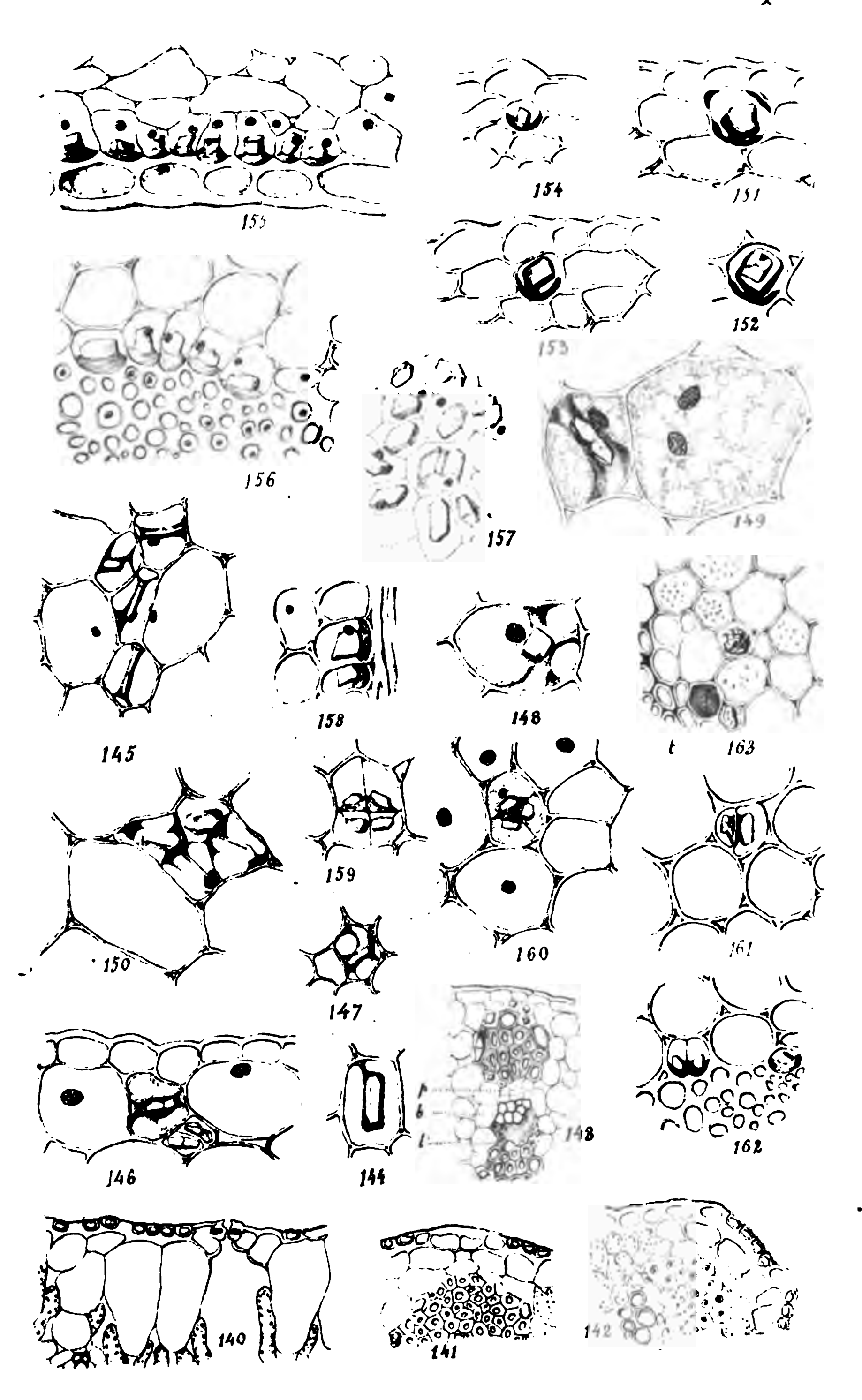
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



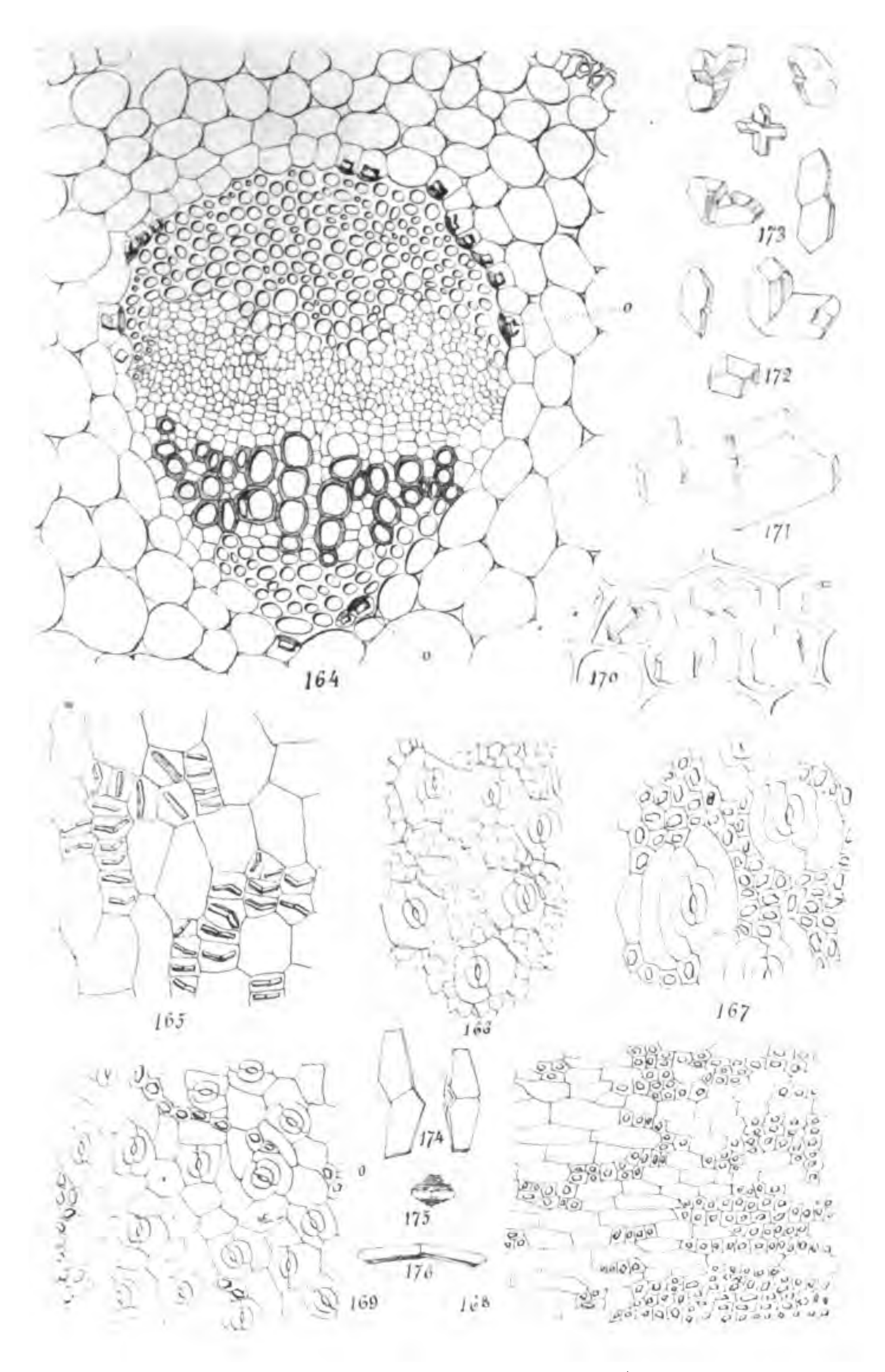
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



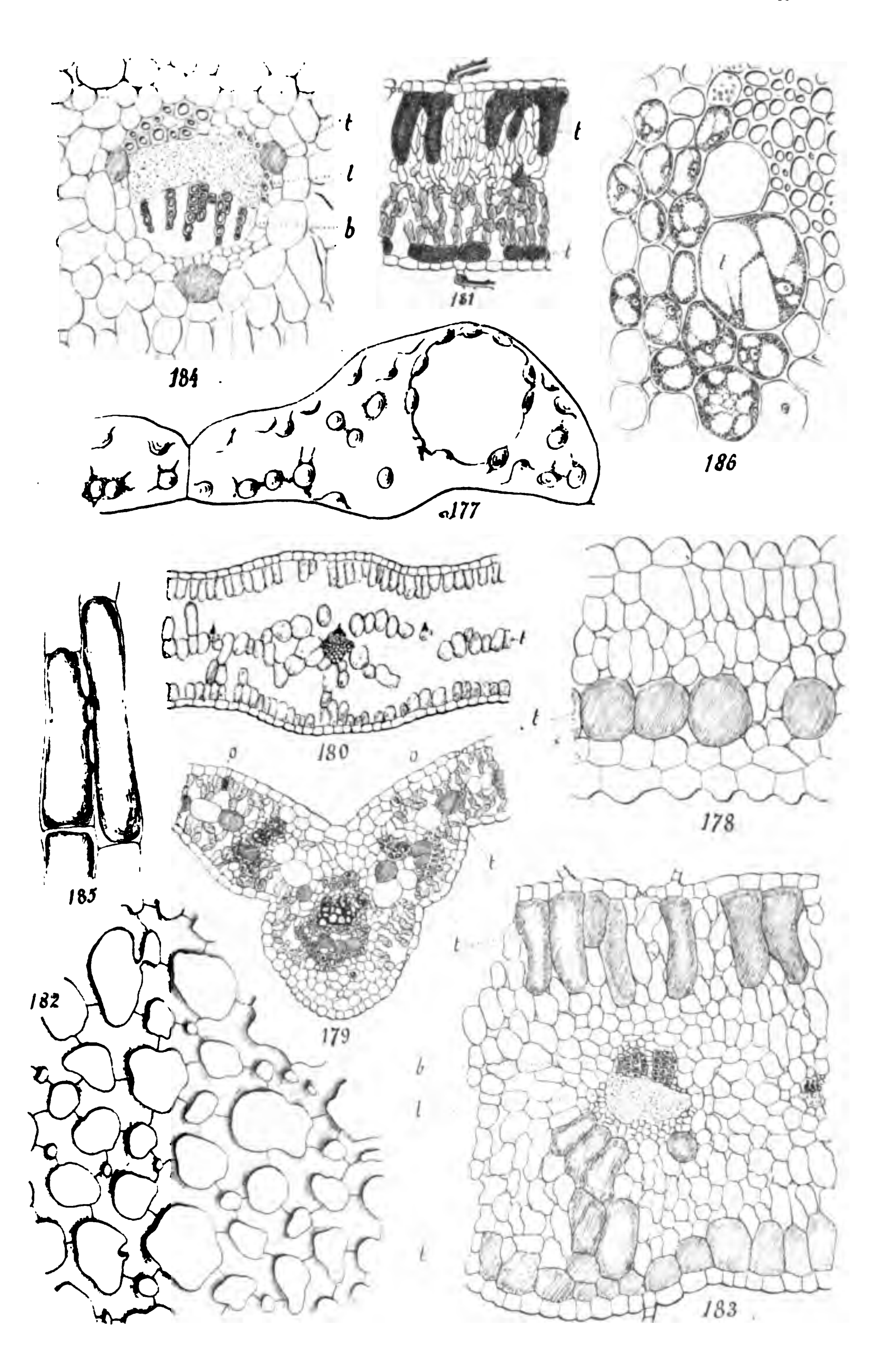
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



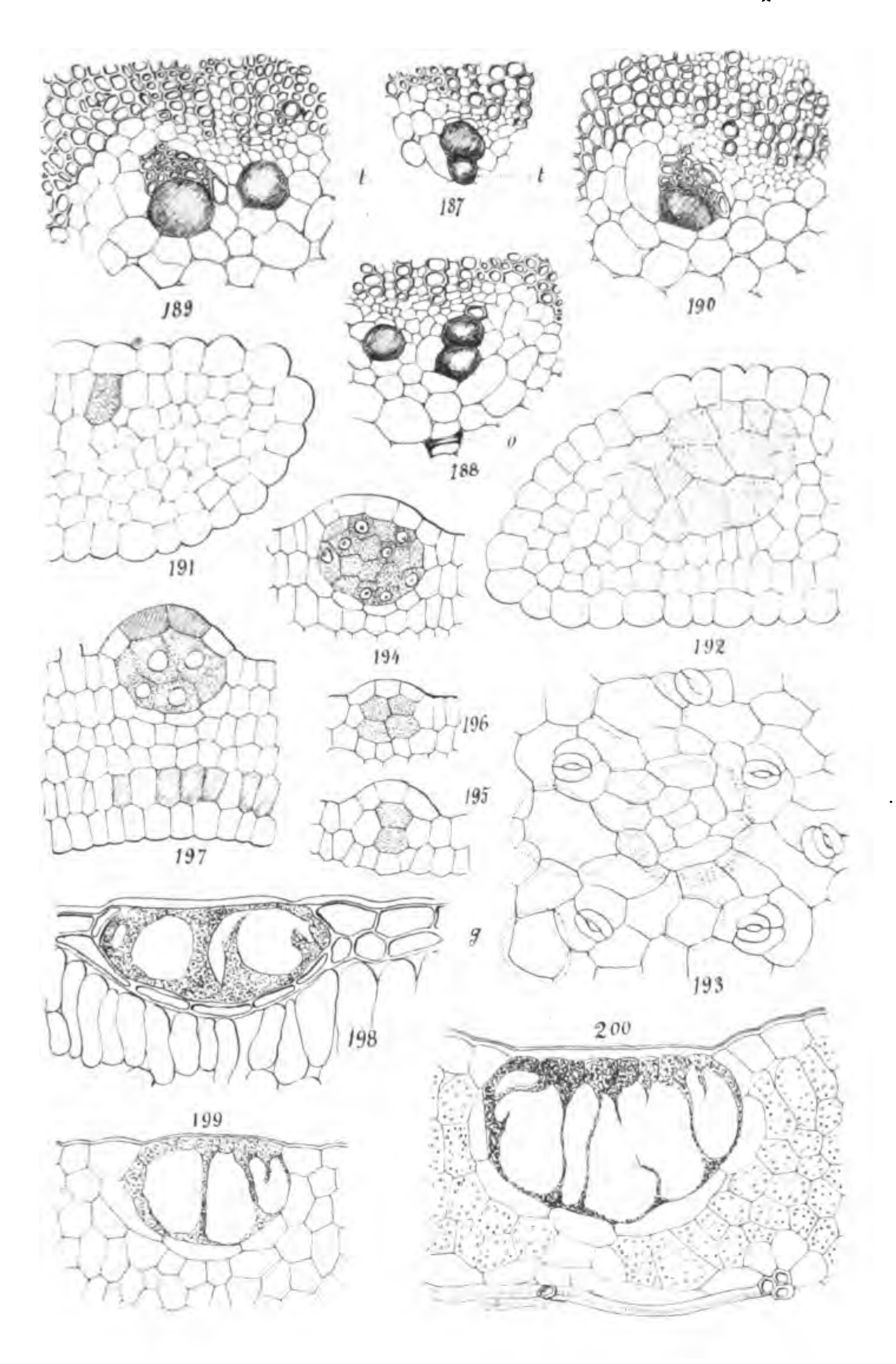
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



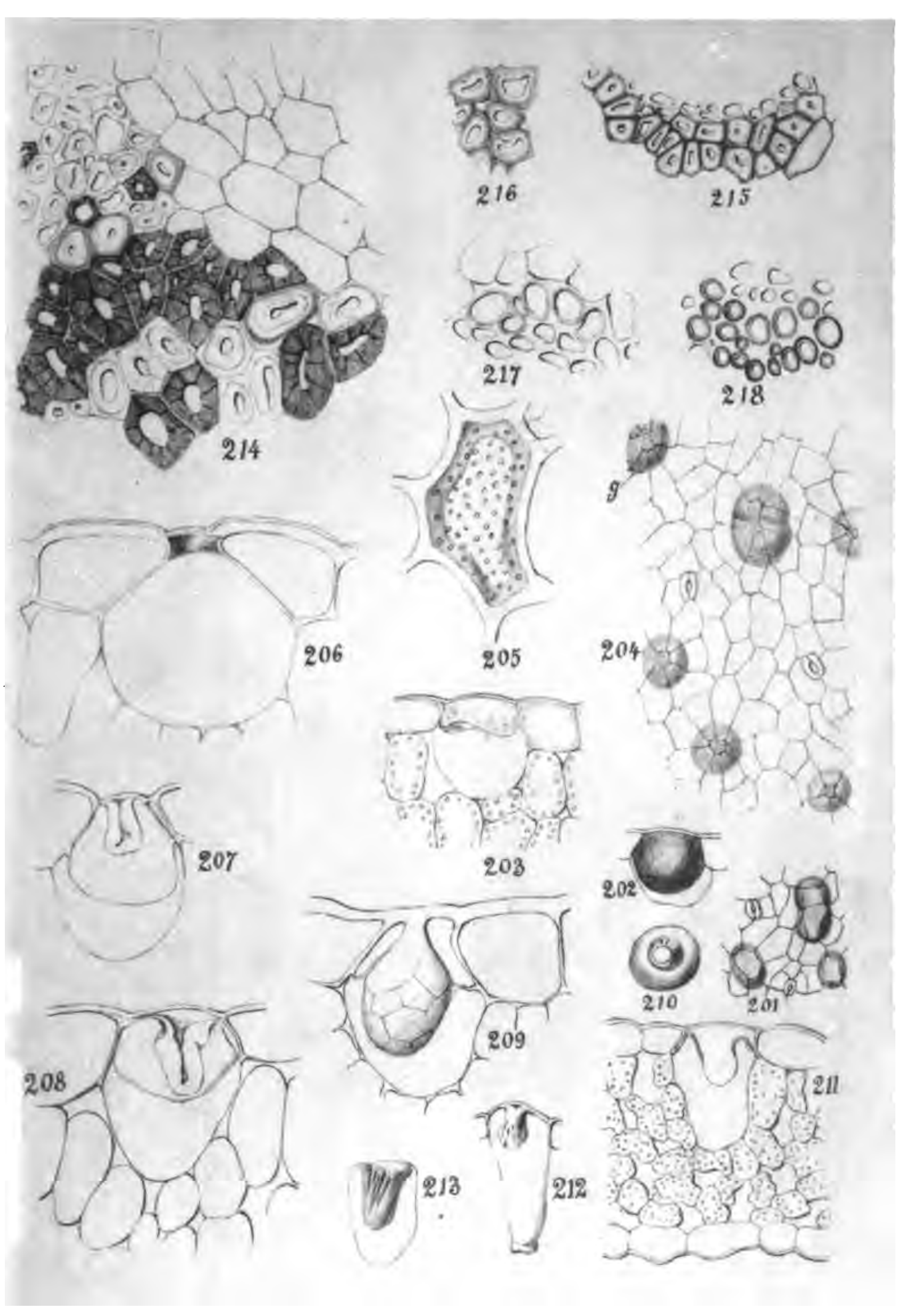
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



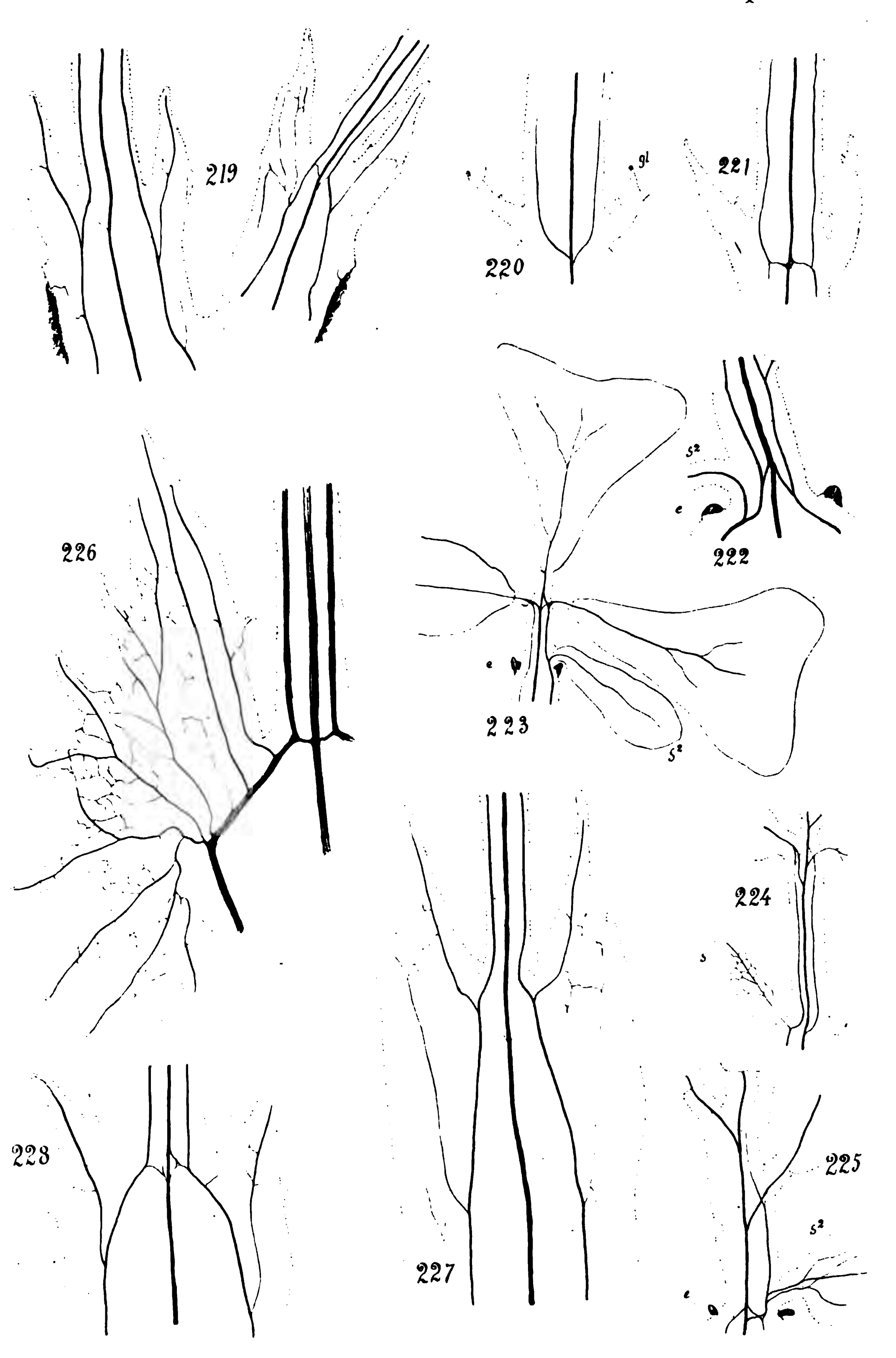
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



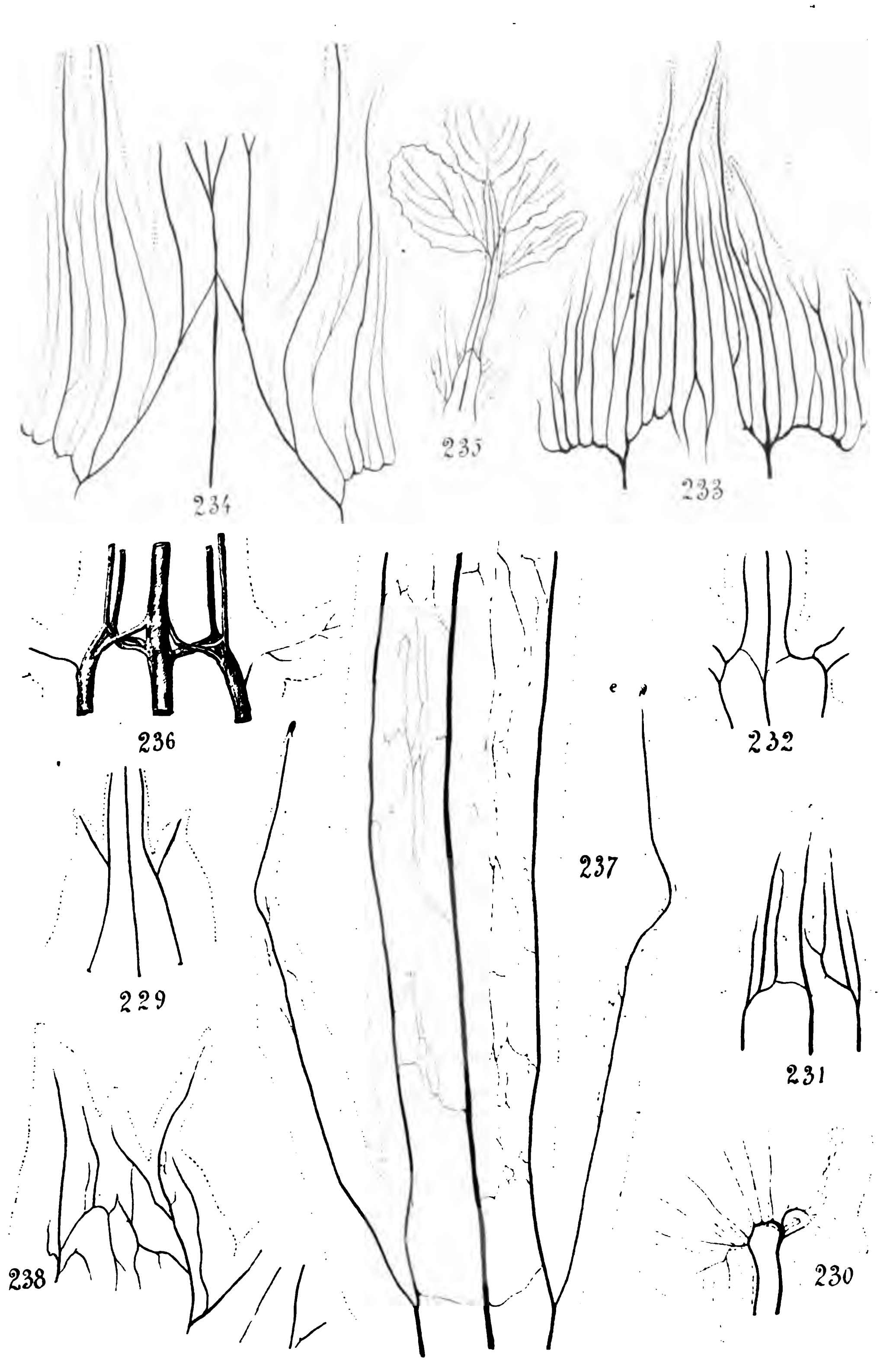
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



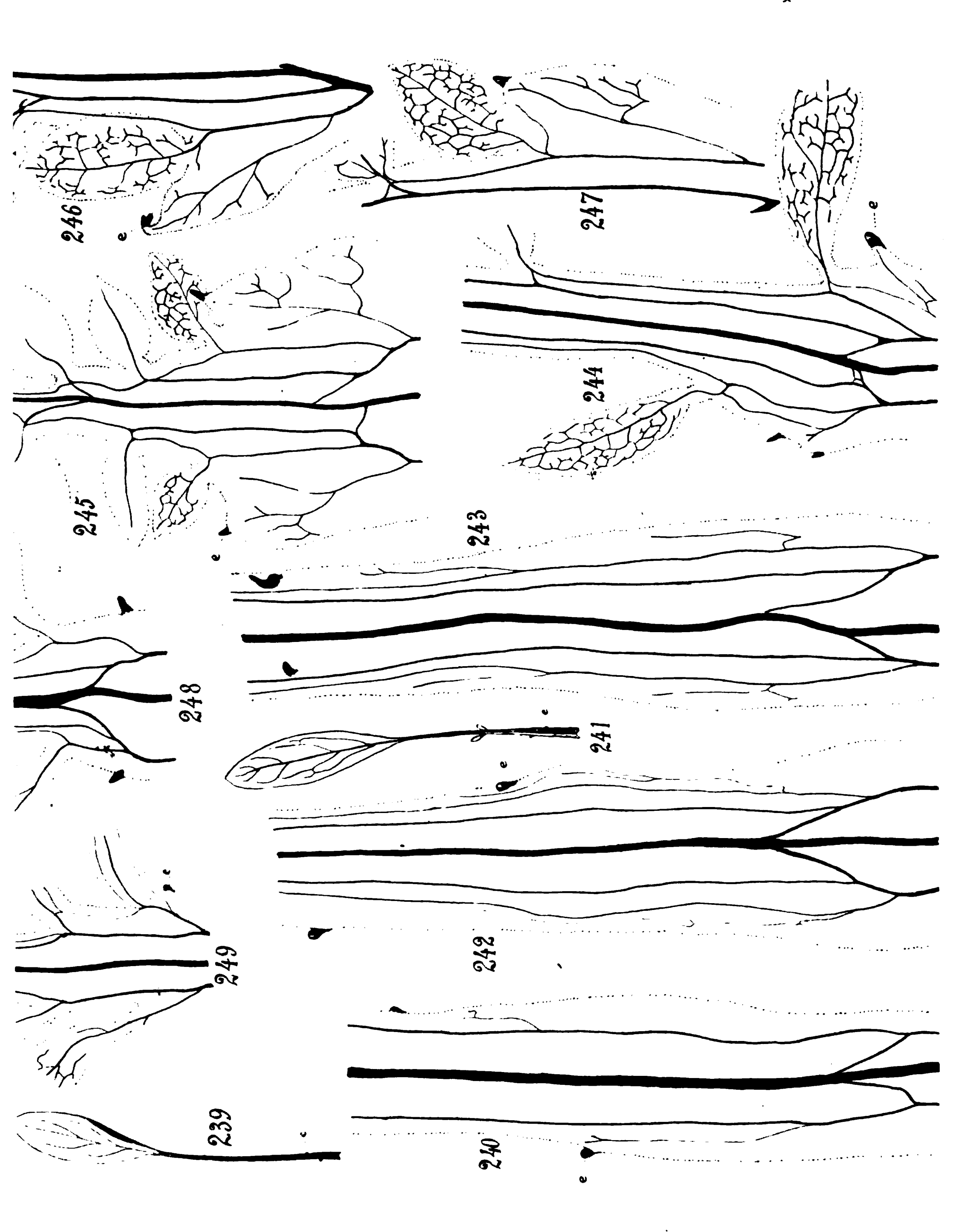
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



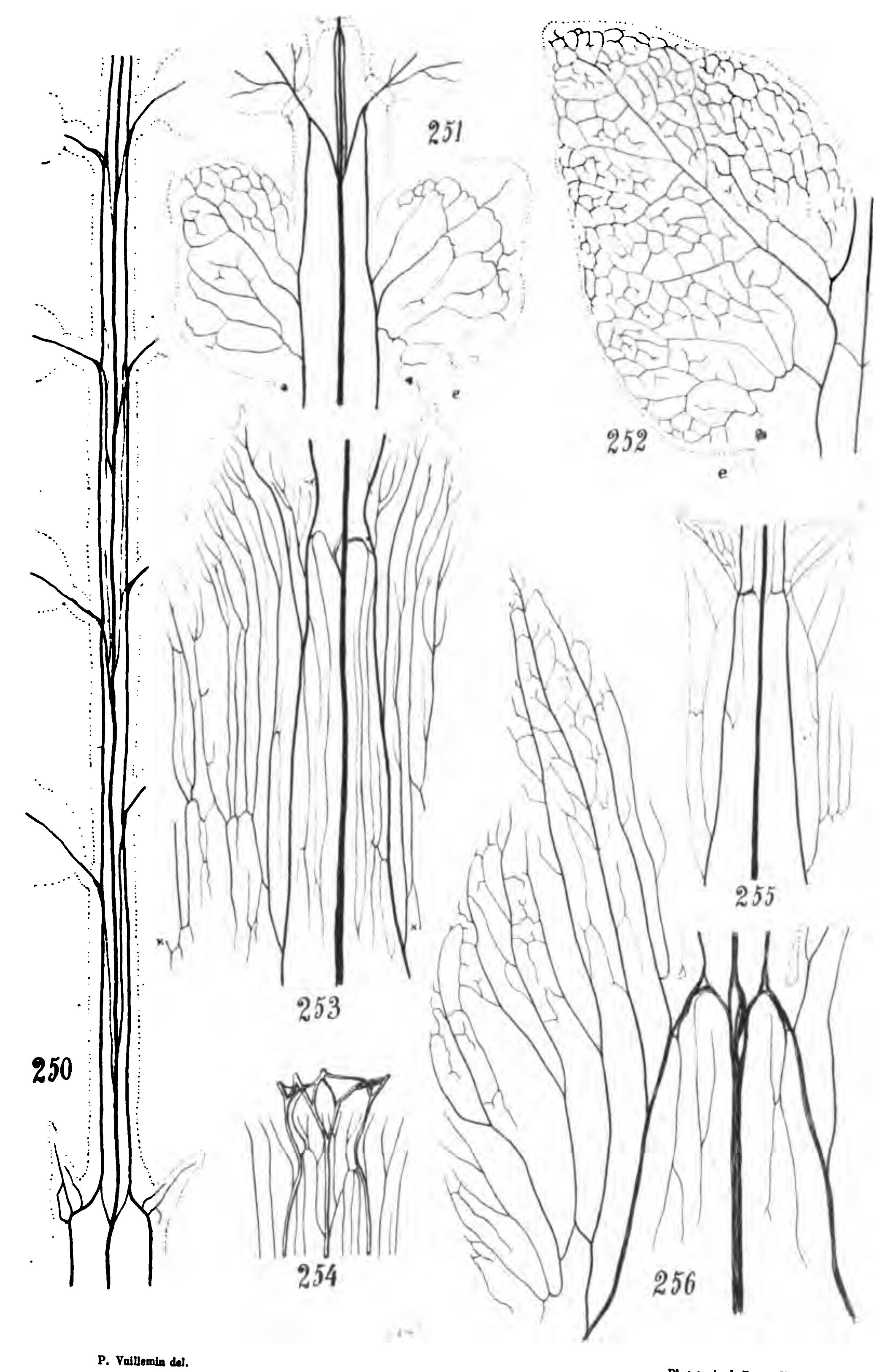
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



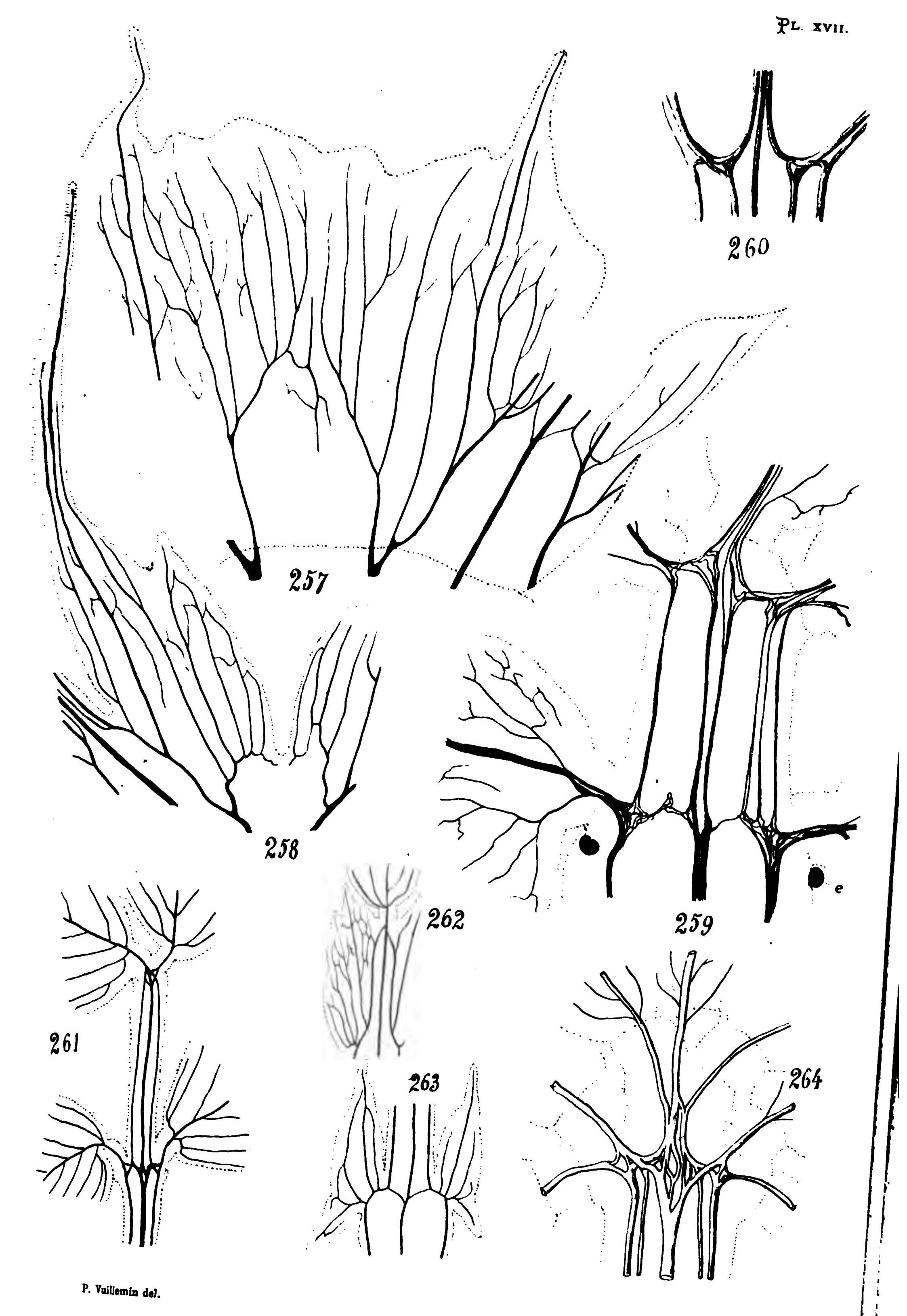
P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.



P. Vuillemin del.

Phototypie J. Royer, Nancy.

